LA HÊTRAIE ARDENNAISE À *FESTUCA ALTISSIMA* À MIRWART

BIOMASSE ET PRODUCTIVITÉ PRIMAIRE

P. DUVIGNEAUD, P. KESTEMONT, J. TIMPERMAN et J.-C. MONIQUET

Laboratoire d'Écologie
Université Libre de Bruxelles

1. INTRODUCTION

D'origine assez controversée, la haute futaie de Hêtres (*Fagus sylvatica*) est aujourd'hui le type forestier semi-naturel le plus typique et le plus répandu des plateaux ardennais, et l'utilité de la connaissance de cet écosystème, de son fonctionnement, et des facteurs intrinsèques et extrinsèques de sa productivité saute aux yeux.

L'annuaire des statistiques agricoles de 1974 renseigne que, en 1972, 116.970 m^3 de bois fort de Hêtre ont été coupés en Belgique dans les forêts soumises de feuillus, ce qui représente 38,5 % du produit des coupes. Au sein de ce volume, 78,6 % se rapportent à la seule province de Luxembourg.

La Hêtraie ardennaise se subdivise en un certain nombre d'associations stationnelles. L'une de celles-ci est considérée comme particulièrement productrice, celle dont la strate au sol est caractérisée par *Festuca altissima* ALL., espèce médio-européenne montagnarde. C'est cette association stationnelle (Fageto-Festucetum altissimae [1]) qui fut étudiée à Mirwart, pour le P.B.I. Deux faciès, difficilement explicables, de cette hêtraie à Fétuque, ont été choisis: un faciès à strate herbacée graminoïde drue (hêtraie herbeuse), et un faciès, très fréquent en Ardenne, à strate herbacée quasi nulle (hêtraie nue).

2. LA HÊTRAIE HERBEUSE À *FESTUCA ALTISSIMA*

2.1. L'ÉCOSYSTÈME

La phytocénose est constituée par une futaie de *Fagus sylvatica* émaillée de rares chênes (*Quercus petraea*), charmes (*Carpinus betulus*) et érables (*Acer pseudoplatanus* et *Acer platanoïdes*). La régénération naturelle ou artificielle du hêtre est abondante.

[1] Pour la nomenclature exacte de cette hêtraie voir TANGHE et DUVIGNEAUD, ce volume.

Dans la strate au sol luxuriante domine *Festuca altissima*; sont aussi présentes des espèces du mull acide (*Polygonatum verticillatum, Poa chaixii*) et du moder (*Luzula luzuloïdes*). *Anemone nemorosa* très dispersé indique néanmoins un sol relativement riche, et *Deschampsia cespitosa* une certaine fraîcheur.

L'association stationnelle est définie comme Querceto-Fagetum festucetosum. Le sol est du type brun acide, formé à partir d'un limon localement profond (poches), reposant sur une roche quartzo-schisteuse. L'humus est du type moder-mull acide (C/N = 20, pH = 3,9).

La pédofaune est caractérisée par l'absence quasi totale de Lombrics; la formation de l'humus se fait à l'intervention des Oribates et des Champignons.

Les caractéristiques climatiques principales mesurées à la station de référence de plein air de Smuid sont les suivantes (VANSEVEREN, ce volume):

— rayonnement annuel moyen: 80.810 cal/cm²/an;

— température moyenne annuelle:

1972	6,8°
1973	8,4°
1974	7,6°

— température moyenne au cours de la période de végétation:

1972	11,2°
1973	15,9°
1974	12,6°

— pluviosité annuelle:

1972	842,9 mm
1973	937,7 mm
1974	1.372,6 mm

— durée de la période de végétation: 135 à 150 jours.

Sous forêt, la température moyenne annuelle atteint 8,3°; le couvert forestier intercepte, en moyenne, 20 % des eaux de précipitations incidentes. En hiver, 20,4 % du rayonnement sont transmis sous le couvert, tandis qu'en été 4,2 % seulement parvient à la surface du sol.

2.2. LA STRATE DES ARBRES

2.2.1. L'inventaire. Les caractéristiques

Un premier inventaire, sur une surface de 68 ares (fig. 1a) fut levé en mars 1969 dans deux parcelles où la hêtraie était pure, et où les cimes des arbres se touchaient. Il n'y avait pas eu d'éclaircies depuis longtemps.

Cet inventaire a permis de dénombrer 106 arbres, sur 68 ares:

88 *Fagus* de haute futaie, d'environ 28-35 m de haut
3 *Acer,* id.
1 *Quercus,* id.
2 *Fagus* d'environ 20 m de haut
11 *Fagus* de 6 à 15 m de haut, et n'intervenant guère dans la structure de la phytocénose
1 *Carpinus,* id.

Transposé à l'ha, cet inventaire donne une phytocénose dont les caractéristiques sont les suivantes (fig. 1b):

densité	156 arbres/ha : 139 arbres de futaie dont 4 *Acer* et 2 *Quercus*; et 17 petits arbres disséminés en sous-bois, 1 *Carpinus* et 16 *Fagus.*
âge moyen des arbres de futaie	144 ans
hauteur moyenne id.	32,1 m
hauteur moyenne des dominants	35,0 m
DHP (= DBH) moyen	52,2 cm
surface terrière	31 m^2

L'étude de la litière a permis de calculer pour les arbres un index foliaire de 6,4 ha/ha, en 1971.

La lumière qui parvient au sol permet une bonne régénération de *Fagus* et le développement d'une strate herbacée quasi continue.

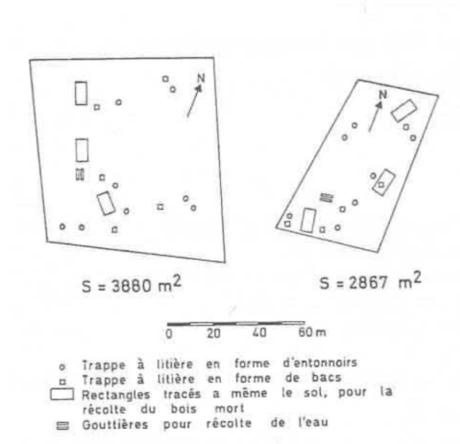
Dans la futaie (les petits arbres sont accidentels), la répartition des individus en classes de circonférence est assez homogènement répartie autour d'une valeur de 180 cm; bien que l'âge des arbres ne varie approximativement que de 135 à 155 ans, la futaie correspond à une futaie non équienne de type plutôt jardiné, car les circonférences des arbres de même âge sont très variables. La futaie peut être caractérisée par certains paramètres dendrométriques de l'École Forestière de Padoue (SUSMEL): surface terrière élevée, densité faible, et diamètre maximal normal (1).

L'abattage eut lieu en février 1972; 3 ans après le premier inventaire, un second inventaire levé en août 1972 recensait, sur la parcelle de 68 ares: 89 *Fagus,* 1 *Carpinus* et 3 *Acer*, témoignant ainsi d'une éclaircie de 12 *Fagus* et 1 *Quercus*. Comme il s'agissait de grands arbres, la densité à l'ha de la futaie était tombée à 120 arbres, ce qui impliquait d'assez grandes clairières et la perte de l'homogénéité de l'écosystème.

2.2.2. Mesures de biomasse et de productivité. Méthodes et techniques

1. Les mesures ont porté sur 7 arbres, 6 choisis, lors de l'abattage de février 1972, dans 5 des principales catégories de diamètre (tableau 1) et sur 1 arbre moyen abattu dans la Hêtraie nue.

(1) D'après SUSMEL, communication orale: les caractéristiques de la hêtraie-type transposées à celle de Mirwart sont: S = (hauteur moyenne des arbres dominants) 35 m, Surface terrière = (0,65 S) 23 m^2, Diamètre maximal = (2,3 S) 80,5 cm, Volume des arbres = (S^2:4) 306 m^3.



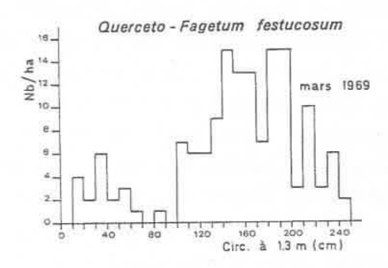


FIG. 1. — Fagetum herbeux à Mirwart.

a) Les deux parcelles d'étude (*en haut*).

b) Répartition des arbres selon les classes de circonférences d'après l'inventaire de mars 1969 (*en bas*).

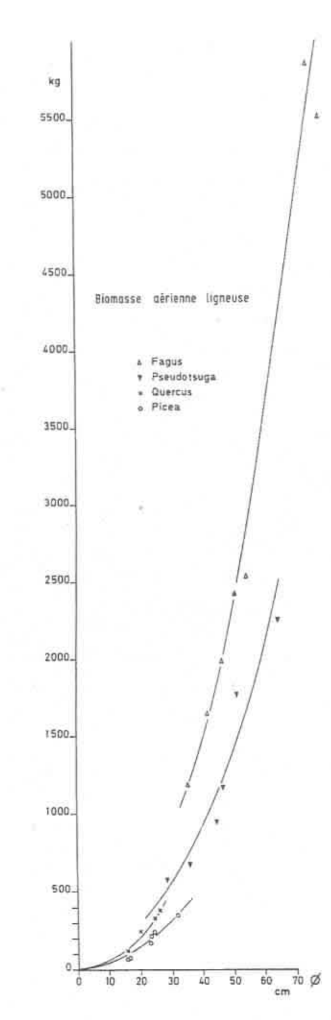


FIG. 2. — Relation allométrique entre le diamètre à 1,3 m (DHP) et la biomasse aérienne ligneuse dans le Fagetum herbeux, dans les plantations de *Pseudotsuga*, de *Picea* et de *Quercus*.

Les arbres furent débités entièrement en catégories de diamètre moyen décroissant, suivant les techniques et méthodes en usage au laboratoire d'Écologie de l'U.L.B. et établies d'abord pour la chênaie de Wêves-Wavreille (DUVIGNEAUD 1961, DUVIGNEAUD et DENAEYER, 1970).

2. Pour chaque tronc des 6 arbres de la Hêtraie herbeuse, on a prélevé 6 rondelles transversales de 10 cm d'épaisseur: à la base, à 1,30 m (DBH = DHP), au 1/4 de la hauteur, à la moitié, aux 3/4 et au sommet. Le tronc a été défini selon la norme du bûcheron, sa limite supérieure étant fixée à l'endroit où le diamètre atteint la moitié du diamètre à 1,50 m (± DHP).

On peut aussi calculer un coefficient de forme (défilement) et calculer le volume du tronc, et de là sa biomasse, en utilisant une densité de 0,62, valeur moyenne de nombreuses mesures.

3. Les houppiers de chaque arbre ont été débités selon les catégories suivantes de diamètres:

a) « menus bois »:
rameaux de 0 à 1 cm de diamètre
branches de 1 à 3 cm de diamètre
branches de 3 à 5 cm de diamètre
branches de 5 à 7 cm de diamètre

b) « bois fort »:
branches de 7 à 10 cm de diamètre
branches de 10 à 15 cm de diamètre
branches de 15 à 20 cm de diamètre
branches de 20 à 25 cm de diamètre
branches de plus de 25 cm de diamètre.

Chaque arbre était entièrement pesé frais sur le terrain, par catégorie, et, de chaque catégorie de chaque arbre, un échantillon d'au moins 6 kg était ramené au laboratoire pour la mesure de la matière sèche, et en même temps des rapports bois/écorce, l'écorçage fournissant le matériel d'analyse nécessaire pour établir, dans chaque cas, les minéralomasses du bois et de l'écorce.

Il a également paru intéressant de mesurer les longueurs totales des diverses catégories de branches.

Les rameaux de diamètre inférieur à 1 cm (âge moyen 15 ans) furent sectionnés en 4 lots:

rameaux d'un an (avec bourgeons)
rameaux de 2 ans
rameaux de 3 ans
rameaux de plus de 3 ans.

Rameaux d'un an et bourgeons constituent une productivité primaire pure; les bourgeons sont séparés des axes qui les portent.

Avec les renseignements ci-dessus, on peut établir la biomasse totale des organes ligneux aériens de chaque arbre (tableau 1), et passer, de là, en utilisant l'inventaire, à la biomasse ligneuse aérienne d'un ha de forêt.

4. La productivité primaire annuelle est obtenue, pour chacun des 6 arbres, par la mesure des cernes xylémiques (des troncs et branches de toutes catégories), correspondant à l'accroissement des 10 dernières années précédant l'abattage.

TABLEAU 1

Fagetum herbeux à Mirwart.
Biomasses aériennes ligneuses de 6 *Fagus* (en kg et en %).
Répartition en troncs, houppiers, branches de différents diamètres

N° individu		6	7	8	9	10	11
DHP (cm)		35,67	42,68	47,29	53,82	74,31	78,82
Age (ans)		149	142	139	155	137	—
Houppiers							
Ø < 1 cm	PS (kg)	18,8	37,3	37,7	56,3	120,6	104,5
	%	1,6	2,3	1,9	2,2	2,1	1,9
1 < Ø 3 cm	PS (kg)	38,1	74,9	77,7	84,4	228,1	180,3
	%	3,2	4,5	3,9	3,3	3,9	3,2
3 < Ø < 5	PS (kg)	40,9	68,1	82,2	96,8	252,9	176,8
	%	3,4	4,1	4,1	3,8	4,3	3,1
5 < Ø < 7	PS (kg)	40,0	49,1	73,8	82,7	259,6	167,4
	%	3,4	3,0	3,7	3,3	4,4	2,9
7 < Ø < 10	PS (kg)	25,2	51,7	109,2	93,2	416,2	382,8
	%	2,1	3,1	5,5	3,7	7,2	6,8
10 < Ø < 15	PS (kg)	23,6	2,4	134,6	183,8	282,1	448,6
	%	2,0	0,2	6,8	7,2	4,8	8,0
15 < Ø < 20	PS (kg)	17,3	51,0	170,1	168,3	215,2	212,3
	%	1,0	3,1	8,5	6,6	3,7	3,8
20 < Ø < 25	PS (kg)	0	0	27,7	237,6	270,8	262,9
	%	0	0	1,4	9,4	4,6	4,7
> 25 cm	PS (kg)	0	0	0	12,0	530,5	339,4
	%	0	0	0	0,5	9,1	6,0
Total houppiers	PS (kg)	203,9	334,5	713,0	1.015,1	2.576,0	2.275,0
	%	17,2	20,3	35,8	40,0	44,0	40,5
Troncs	PS (kg)	988,5	1.312,0	1.281,4	1.523,0	3.273,1	3.342,7
	%	82,8	79,7	64,2	60,0	56,0	59,5
Total	PS (kg)	1.192,4	1.646,5	1.994,4	2.538,1	5.849,1	5.617,7
	%	100	100	100	100	100	100

Pour l'accroissement des rameaux, on utilise les critères suivants:

rameaux d'1 an: sont entièrement de la productivité primaire
rameaux de 2 ans: on divise par 2
rameaux de 3 ans: on divise par 3
rameaux de plus de 3 ans: on divise par 10, âge moyen des segments annuels [1].

[1] Les segments correspondant aux années successives ont mis entre 4 et 16 ans à se former, soit en moyenne 10 ans. Bien que le cas des rameaux de 1 à 3 ans indique une décroissance de la productivité avec l'âge des rameaux, il nous semble qu'en divisant la biomasse totale par 10 on ne soit pas loin de l'accroissement annuel moyen de la catégorie inférieure à 1 cm de diamètre mais supérieure à 3 ans d'âge.

5. La biomasse et la productivité annuelle des arbres étudiés sont mises en relation avec les DHP. Les courbes passant au mieux entre les points expérimentaux (un septième individu provenant de la « Hêtraie nue » est ajouté), transformées en droites par régression logarithmique (fig. 2 et 3) sont utilisées comme abaques pour l'étude des 139 arbres de la futaie couvrant 1 ha de forêt.

Les petits arbres sont estimés sur une abaque établie pour divers types forestiers.

Les modèles mathématiques sont représentés au tableau 2.

TABLEAU 2

Fagetum herbeux à Mirwart. Relations entre le diamètre à 1,3 m (DHP) et diverses biomasses et productivités de la strate d'arbres

	a	b	n	r	$r^2 10^{-4}$
Biomasse aérienne ligneuse totale	2,85102	2,06666	6	0,99492	98,9
Biomasse aérienne ligneuse partielle					
fût	3,44802	1,61783	6	0,87834	77,1
houppier total	0,41439	3,18522	6	0,98067	96,2
menu bois (Ø < 7 cm)	1,88632	2,11119	6	0,97510	95,1
branches de 5 à 7 cm de Ø	1,14508	2,20612	6	0,96075	92,3
branches de 3 à 5 cm de Ø	1,47183	2,04381	6	0,96975	94,0
branches de 1 à 3 cm de Ø	1,50132	2,01601	6	0,96675	93,5
rameaux de Ø < 1 cm	0,83281	2,26399	6	0,98243	96,5
Nécromasse aérienne ligneuse totale	3,34069	1,71043	6	0,90678	82,2
Productivité annuelle aérienne ligneuse totale	0,16545	2,59290	6	0,95204	90,6
Productivité annuelle aérienne ligneuse partielle					
fût	0,67332	2,08671	6	0,95014	90,3
houppier total	0,40663	3,18923	6	0,98231	96,5
menu bois (Ø < 7 cm)	1,35328	2,30215	6	0,92296	85,2
branches de 5 à 7 cm de Ø	2,01963	3,10468	6	0,87009	75,7
branches de 3 à 5 cm de Ø	1,51398	1,95703	6	0,86920	75,6
branches de 1 à 3 cm de Ø	0,17366	2,22747	6	0,94566	89,4
rameaux de Ø < 1 cm	−0,21675	2,55494	6	0,96149	92,4

Ces relations sont du type log PS = a + b log D où

PS = poids de matière sèche à 105 °C (en g);
D = diamètre à 1,3 m (en cm);
n = nombre d'individus;
a = constante;
b = coefficient de régression;
r = coefficient de corrélation.

2.2.3. Biomasses ligneuses aériennes

1. La répartition de la biomasse ligneuse au sein des troncs et houppiers des 6 arbres étudiés est représentée au tableau 1.

La biomasse totale va de 1,2 t pour un hêtre dont le tronc est de 36 cm de diamètre à 1,3 m de hauteur (DHP), à 5,6 t lorsque ce diamètre atteint 79 cm (fig. 2).

La biomasse de l'arbre qui se rapproche le plus de l'arbre moyen (54 cm de DHP) est de 2,5 t.

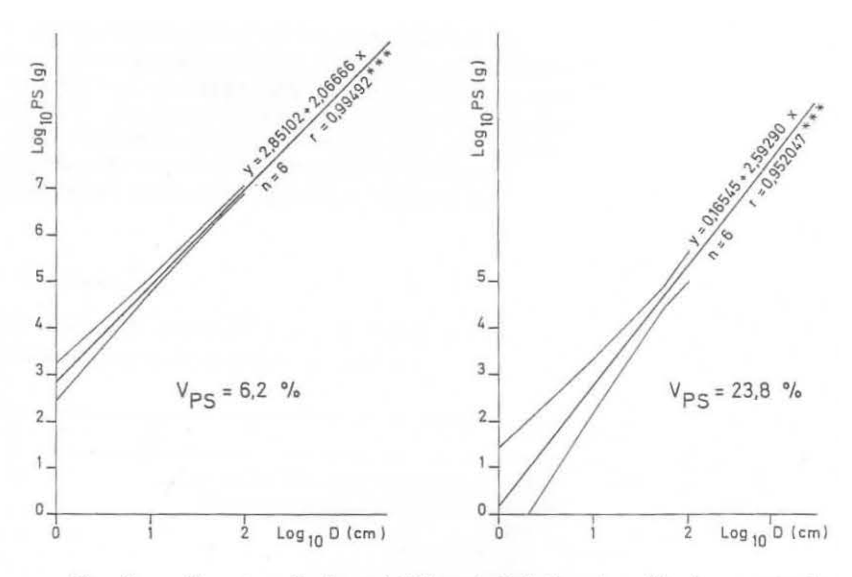


FIG. 3. — Fagetum herbeux à Mirwart. Relations logarithmiques entre le diamètre à 1,3 m (DHP) et la biomasse aérienne ligneuse (à gauche) ainsi que la productivité annuelle aérienne ligneuse (à droite). Intervalles de confiance à 0,95 et coefficient de variation.

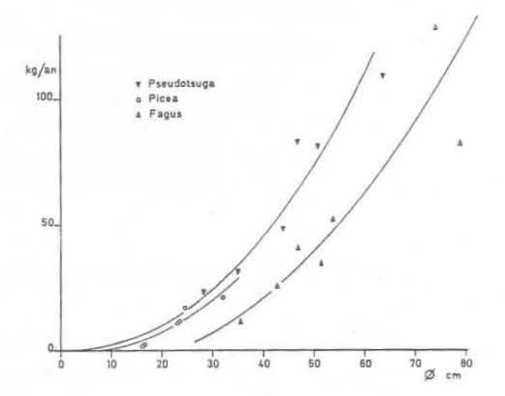


FIG. 5. — Relation allométrique entre le diamètre à 1,3 m (DHP) et la productivité annuelle aérienne ligneuse dans le Fagetum herbeux, ainsi que dans les plantations de *Pseudotsuga* et de *Picea*.

Il est important de constater que malgré une différence énorme entre les biomasses des divers arbres, ceux-ci ont à peu près le même âge; et même, le plus petit des arbres étudiés (1,2 t), est plus âgé (149 ans) que le plus gros (5,6 t pour 137 ans). On voit que les circonstances de départ et la dominance jouent au maximum, et que l'âge est quasi sans importance.

Le rapport des poids traduit toujours la prédominance de la biomasse du tronc par rapport à celle du houppier; cependant, l'importance relative du houppier augmente avec la croissance du tronc en diamètre.

Dans le houppier des 6 arbres étudiés, on observe une distribution régulière et semblable des biomasses dans les catégories formant le menu bois (diamètre inférieur à 7 cm). Cette répartition constitue une intéressante caractéristique de structure.

2. La biomasse ligneuse aérienne de la phytocénose, exprimée en tonnes à l'hectare peut se déduire des données de l'inventaire 1969 (fig. 1), en appliquant aux 139 arbres la relation biomasse/DHP (fig. 2) et en ajoutant la biomasse des petits arbres 4 t/ha. Cette biomasse se monte à 369 t/ha, dont environ 336 t de bois et 33 t d'écorce.

La répartition de cette biomasse entre les divers compartiments de la strate aérienne d'arbres (troncs, branches de diverses catégories, rameaux) est donnée au tableau 3 et à la fig. 4.

TABLEAU 3

Fagetum herbeux à Mirwart. Biomasse aérienne ligneuse d'un hectare de forêt. Répartition en troncs, houppiers, branches de différents diamètres, rameaux

Diamètre des branches (cm)	Biomasse (kg/ha)				Répartition en %
	Bois kg/ha	Ecorce kg/ha	*Écorce en % du total*	Bois + Écorce kg/ha	
Houppier					
0 - 1	—	—	—	7.858	2,13
1 - 3	11.110	2.564	*18,8*	13.674	3,71
3 - 5	12.382	2.549	*17,1*	14.931	4,05
5 - 7	11.969	1.906	*13,7*	13.875	3,76
7 - 10	17.169	2.324	*11,9*	19.493	5,28
10 - 15	18.084	2.056	*10,2*	20.140	5,46
15 - 20	16.887	1.567	*8,5*	18.454	5,00
20 - 25	18.810	1.613	*8,0*	20.423	5,54
> 25	14.216	1.258	*8,0*	15.474	4,19
Total	120.627	15.837		144.322	39,12
Tronc	210.979	13.586	*6,0*	224.565	60,88
Total	331.606	29.423		368.887	100

La biomasse totale de 369 t/ha se répartit en:

225 t/ha de troncs
144 t/ha de branches, dont 94 t/ha de branches de diamètre supérieur à 7 cm et 51 t/ha de menu bois.

Le bois fort atteint donc 225 + 94 = 319 t/ha, écorce comprise; sans écorce, le bois fort atteint 211 + 85 = 296 t/ha.

A part les rameaux de diamètre inférieur à 1 cm, les catégories de branches choisies ont des biomasses sensiblement égales.

Les 8.354 kg de rameaux de diamètre inférieur à 1 cm se subdivisent comme suit, outre 496 kg/ha de bourgeons

rameaux d'1 an	360
rameaux de 2 ans	418
rameaux de 3 ans	421
rameaux de plus de 3 ans	6.659
total	7.858

3. La longueur des troncs, branches et rameaux a été mesurée sur les 6 arbres abattus (tableau 4). On peut en déduire les dimensions du Hêtre moyen, qui développe 10.090 m de longueur d'axes, 98,7 % pour les rameaux et les branches de menu bois, 0,9 % pour les grosses branches, et 0,4 % pour le tronc.

TABLEAU 4

Fagetum herbeux à Mirwart.
Longueur des branches et troncs de 6 *Fagus* étudiés dans la forêt (en m)

N° ordre		6	7	8	9	10	11
DHP (cm)		35,67	42,68	47,29	53,82	74,31	78,82
Houppier							
N° cat.	Ø (cm)						
3	< 1	3.036	5.970	6.008	6.766	17.736	14.650
4	1 < Ø < 3	237	481	494	535	1.460	1.072
5	3 < Ø < 5	49	87	109	138	334	242
6	5 < Ø < 7	21	28	41	51	150	132
7	7 < Ø < 10	7,1	14,9	33,1	26,2	114,4	109,2
8	10 < Ø < 15	3,4	0,9	18,4	27,3	42,1	79,5
9	15 < Ø < 20	0,9	3,1	12,4	11,5	16,3	17,1
10	20 < Ø < 25	0	0	1,5	10,8	19,6	12,7
11	Ø > 25	0	0	0	0,4	14,2	10,4
Total		3.354,4	6.584,8	6.717,4	7.566,1	19.876,6	16.324,8
Tronc		25,5	24,3	20,1	18,5	21,1	21,9
Total		3.379,9	6.609,1	6.737,5	7.584,6	19.897,7	16.345,7

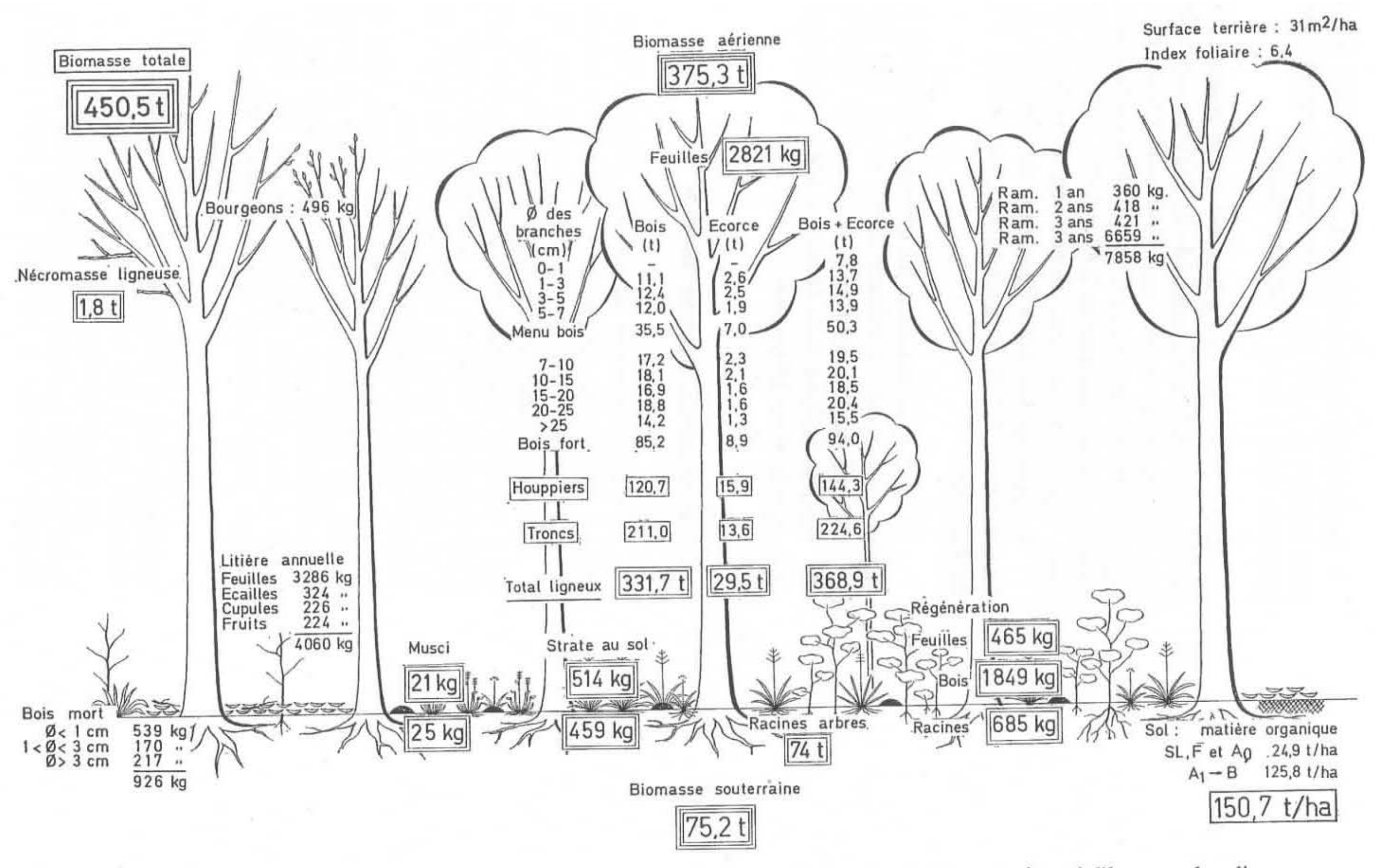


FIG. 4. — Fagetum herbeux à Mirwart. Biomasse aérienne et souterraine ainsi que matière organique à l'hectare, des divers compartiments de la phytocénose.

En tenant compte de l'inventaire de 1969 et des diverses classes de diamètres, on peut estimer à 1.385 km la longueur totale des axes lignifiés, troncs, branches et rameaux, dans 1 ha de la hêtraie étudiée.

4. La biomasse de l'arbre réel se rapprochant le plus de l'arbre moyen (DHP: 54 cm) est de 2,54 t. La méthode de l'arbre moyen donne, en appliquant cette valeur aux 139 arbres de futaie, une biomasse totale de 353 t. En prenant l'arbre moyen idéal (DHP: 52 cm obtenu à partir de la surface terrière) et utilisant l'abaque fig. 2, on obtient une biomasse de 2,42 t; à l'ha, cela donne une biomasse de 336 t + 4 t = 340 t, très voisine de celle obtenue en utilisant les 6 a

En utilisant les tables de cubage de GRUNDER et SCHWAPPACH et les résultats de l'inventaire (DHP et hauteur totale), on obtient, pour 156 arbres/ha, une biomasse de 412 t/ha.

5. La densité moyenne du bois de tronc est de 0,62. Ainsi, aux 296 t de bois fort par ha correspond un volume de 477 m^3 de bois fort (87 %).

Calculé sur la même base, le volume de menu bois est de 72 m^3 (13 %).

Pour le volume avec écorce, il convient d'ajouter environ 10 % pour les branches, et 6 % pour les troncs.

2.2.4. Productivité ligneuse aérienne

1. L'accroissement annuel des organes ligneux aériens a été évalué par la mesure directe des cernes des dix dernières années (1961-1971); on en excepte les rameaux, de 0 à 1 cm de diamètre, mesurés autrement (voir plus haut).

L'accroissement annuel moyen (moyenne des 10 dernières années), pour chacun des 6 arbres et pour chaque catégorie d'organes ligneux, est représenté au tableau 5; l'accroissement total va de 11,8 kg MS/an pour un hêtre de 36 cm de DHP à 83,4 kg MS/an pour un hêtre de 79 cm de DHP. L'accroissement de l'arbre le plus moyen (54 cm de DHP) est de 52,3 kg/an.

L'accroissement courant, pour chaque arbre et pour chacune des dix dernières années, est représenté par l'accroissement de la surface terrière (fig. 6). On voit que cet accroissement est d'autant plus variable que l'arbre est plus gros et plus haut; mises à part quelques irrégularités, on voit qu'il y a eu de « bonnes » et de « mauvaises » années; bonnes années: 1967, 1969, 1971, mauvaises années: 1964, 1968.

2. Chez les arbres de DHP supérieur à 40 cm, les assimilats s'accumulent de préférence dans le houppier (51 à 67 %) que dans les troncs, et d'autant plus dans le houppier que le tronc est plus gros.

Au niveau du menu bois (diamètre inférieur à 7 cm), l'accroissement annuel des branches varie en fonction inverse de leur diamètre; l'accroissement des branches de diamètre inférieur à 1 cm est très élevé (1.375 kg MS/ha = 17 à 20 % du total),

mais est dû surtout à la production très importante de rameaux d'un an (360 kg/ha en 1971).

Environ 40 % de la production annuelle ligneuse sont localisés dans les troncs; leur répartition est représentée fig. 7. On voit que la répartition des assimilats (surface d'accroissement) est maximale au niveau du sol, et décroît vers le sommet du tronc où elle est minimale.

3. *La productivité ligneuse aérienne de la strate d'arbres,* exprimée en tonnes à l'ha, peut se déduire des données de l'inventaire 1969 (fig. 1b), en appliquant aux 156 arbres la relation productivité/DHP (fig. 5).

TABLEAU 5

Fagetum herbeux à Mirwart.
Productivité annuelle aérienne ligneuse de 6 *Fagus* (en kg et en %).
Répartition en troncs, houppiers, branches de différents diamètres

N° individu		6	7	8	9	10	11
DHP (cm)		35,67	42,68	47,29	53,82	74,31	78,82
Age (ans)		149	142	139	155	137	—
Houppiers							
Ø < 1 cm	PS	1,96	4,88	6,73	7,85	20,04	15,14
	%	16,7	18,8	16,6	15,0	15,5	18,2
dont ram. 1 an	PS	0,55	1,57	2,55	1,59	6,08	5,58
	%	4,7	6,0	6,3	3,0	4,7	6,6
1 < Ø < 3 cm	PS	1,52	2,97	4,20	4,88	12,67	7,64
	%	12,9	11,4	10,4	9,3	9,8	9,2
3 < Ø < 5 cm	PS	0,78	2,11	1,38	3,21	5,64	3,30
	%	6,6	8,1	3,4	6,1	4,4	4,0
5 < Ø < 7 cm	PS	0,28	1,04	2,41	2,04	7,55	3,01
	%	2,4	4,0	6,0	3,9	5,8	3,6
7 < Ø < 10 cm	PS	0,41	0,74	1,59	0,76	8,69	1,93
	%	3,4	2,9	3,9	1,5	6,7	2,3
10 < Ø < 15 cm	PS	0,34	0,11	2,21	3,56	9,16	5,16
	%	2,9	0,4	5,4	6,8	7,1	6,2
15 < Ø < 20 cm	PS	0,19	1,32	4,10	2,91	4,47	1,72
	%	1,8	5,1	10,1	5,6	3,5	2,1
20 < Ø < 25 cm	PS	0	0	0,46	3,83	6,93	7,13
	%	0	0	1,1	7,3	5,4	8,6
Ø > 25 cm	PS	0	0	0	0,22	11,48	6,18
	%	0	0	0	0,4	8,9	7,4
Total houppiers	PS	5,48	13,18	23,08	29,26	86,63	51,21
	%	46,5	50,8	57,0	55,9	66,9	61,4
Troncs	PS	6,30	12,78	17,44	23,08	42,84	32,16
	%	53,5	49,2	43,0	44,1	33,1	38,6
Total	PS	11,77	25,96	40,52	52,34	129,47	83,38
	%	100	100	100	100	100	100

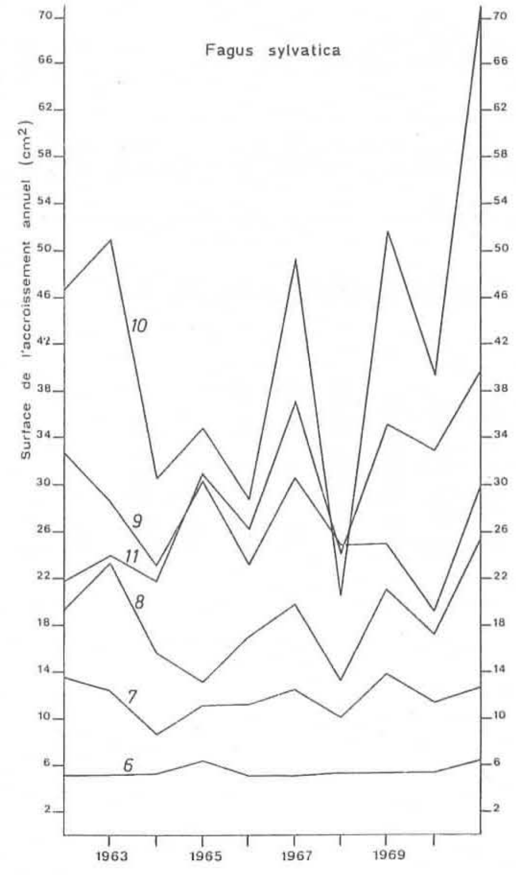


FIG. 6. — Fagetum herbeux à Mirwart. Variation de l'accroissement annuel des surfaces terrières de 1962 à 1971.

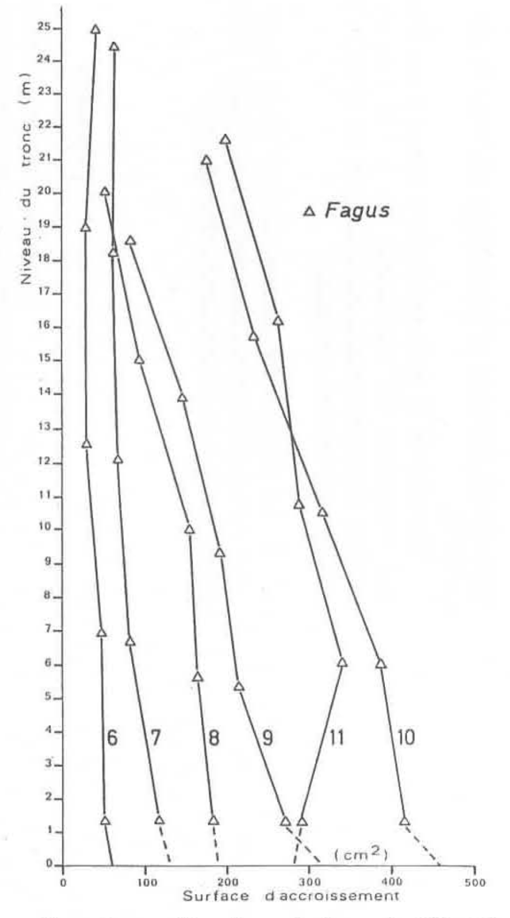


FIG. 7. — Fagetum herbeux à Mirwart. Répartition des assimilats des 10 dernières années au sein des troncs de 6 *Fagus*.

Comme pour la biomasse, on a classé les 156 arbres en 6 classes de DHP correspondant aux arbres abattus, et utilisé les % des diverses catégories. La productivité ligneuse aérienne de la phytocénose, dont les détails sont donnés tableau 6 et fig. 8, s'élève à 6,8 t/ha/an, dont 5,8 t de bois et environ 1,0 t d'écorce.

TABLEAU 6

Fagetum herbeux à Mirwart.
Productivité annuelle aérienne ligneuse d'un hectare de forêt.
Répartition en troncs, houppiers, catégories de branches et de rameaux

	Diamètre des branches (cm)	Productivité annuelle kg/ha/an			Répartition en %
		Bois	Écorce	Bois + Écorce	
Houppier					
	0 - 1	—	—	1.375	20,23
	1 - 3	513	119	632	9,30
	3 - 5	277	57	334	4,91
	5 - 7	272	43	315	4,63
	7 - 10	239	32	271	3,99
	10 - 15	364	41	405	5,96
	15 - 20	275	26	301	4,43
	20 - 25	319	27	346	5,09
	> 25	266	23	289	4,25
	Total	2.525	368	4.268	62,79
Tronc		2.377	153	2.530	37,21
Total		4.902	521	6.798	100

La productivité du **bois fort** est de:

troncs 2.377 kg (env. 3,8 m^3/ha.an)
branches de diamètre supérieur à 7 cm 1.463 kg (env. 2,4 m^3/ha.an)
Ceci correspond à 6,2 m^3 de bois fort (sans écorce).

Le **menu bois**, dont la productivité est de 2.650 kg/ha atteint 4,4 m^3.

En **tout**, il faut compter, en kg/ha:

	Bois	Écorce	Total
Troncs	2.377	153	2.530
Branches de diamètre supérieur à 7 cm	1.463	149	1.612
Gros bois	3.840	302	4.142
Branches entre 7 et 1 cm de diamètre	1.062	219	1.281
Rameaux de diamètre inférieur à 1 cm	—	—	1.375
Menu bois			2.656
Total			6.798

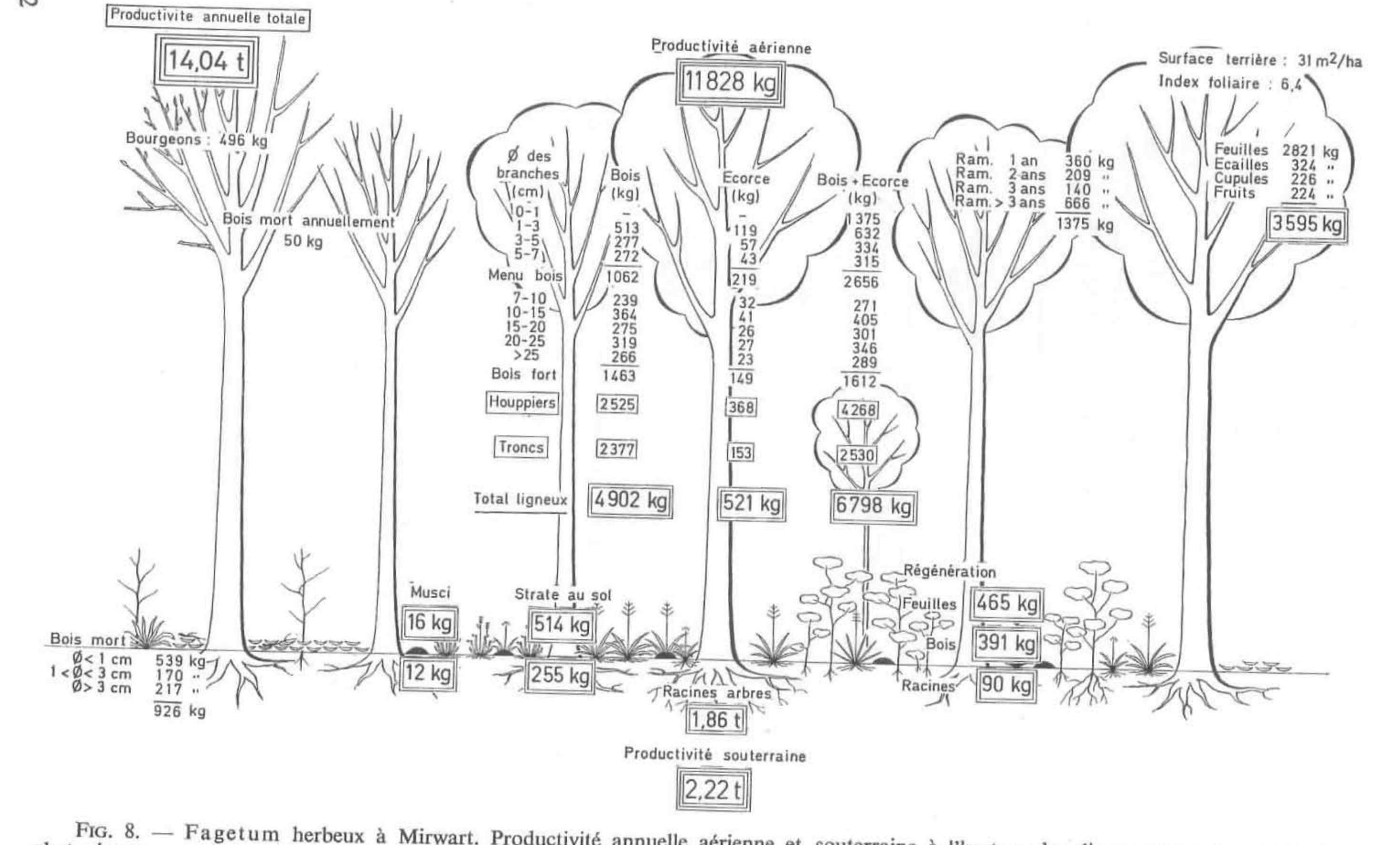


FIG. 8. — Fagetum herbeux à Mirwart. Productivité annuelle aérienne et souterraine à l'hectare des divers compartiments de la phytocénose.

En résumé: la productivité ligneuse aérienne dont les détails sont donnés au tabl. 6 et à la fig. 8 s'élève donc à 6,8 t/ha/an dont environ 5,8 t de bois et 1 t d'écorce.

La productivité du bois fort (sans écorce) est de 3.840 kg (2.377 kg de troncs et 1.463 kg de grosses branches) ce qui, pour une densité de 0,62, correspond à un volume de 6,2 m^3 de bois fort, comprenant 3,8 m^3 de bois de tronc et 2,4 m^3 de bois de grosses branches, ceci sans écorce. Avec écorces, cela fait à peu près 4,0 m^3 de tronc et 2,7 m^3 de grosses branches (total: 6,7 m^3).

La productivité du menu bois (bois et écorce) atteint 2.656 kg/ha/an, ce qui, pour une densité de 0,62, correspondrait à 4,3 m^3 (avec écorce).

2.2.5. Racines

Il est difficile de mesurer la biomasse des racines d'arbres. On ne peut utiliser généralement que des moyens empiriques, en utilisant des données établies çà et là par les forestiers.

HERTELD et HENGST (1966) ont mesuré chez *Fagus* un rapport racines/organes ligneux aériens égal à 20 %. RENARD (1971) a mesuré chez un *Fagus* de 140 ans une biomasse racinaire atteignant 23,2 % de la biomasse aérienne ligneuse. LIETH (1968) estime la biomasse souterraine de *Fagus* à 19 % de la biomasse aérienne.

En prenant 20 % de la biomasse aérienne ligneuse, nous obtenons, pour la hêtraie étudiée, 74 t/ha de racines.

Selon MANIL *et al.* (ce volume) la biomasse des « racines fines » (diamètre inférieur à 5 mm) atteint 2.679 kg/ha dans les horizons A_0, A_{11} et A_{12} du sol, correspondant à une profondeur moyenne de 8,5 cm.

Utilisant deux profils de 0,25 m^2 de surface et de 60 cm de profondeur, et situés respectivement à équidistance de 2,5 m et 3,0 m de deux *Fagus,* nous avons obtenu les valeurs suivantes (en extrapolant à l'ha), en matière sèche (avril 1976):

	Profil 1	Profil 2
Racines de diamètre < 5 mm	6,2 t/ha	3,3 t/ha
Chevelu, de diamètre < 1 mm		
vivant	1,9 t/ha	1,1 t/ha
mort	0,1 t/ha	0,2 t/ha

En considérant un rapport biomasse/productivité semblable à celui des parties aériennes et ligneuses, on peut estimer l'accroissement annuel des racines des arbres à 1,36 t/ha. Pour obtenir la productivité primaire, il faut encore ajouter 0,5 t/ha correspondant au chevelu radiculaire (ORLOV 1955) mourant et se renouvelant chaque année (HARRIS et TODD 1972). Ainsi, la productivité annuelle des racines d'arbres peut être évaluée à 1,86 t/ha.

2.2.6. Bois mort

Il convient d'inclure dans la production primaire la mortalité du bois produit au cours de l'année; une partie reste mort « debout », une partie tombe lors de la chute des rameaux verts.

Mais le bois meurt peu à peu, et il y a surtout autoélagage des branches inférieures mal éclairées. Il est donc très difficile d'incorporer le bois mort dans la productivité nette primaire. Cependant, ce bois mort est une partie importante de l'écosystème, puisqu'il alimente un réseau trophique compliqué du type saprophyte, fait d'innombrables populations de Champignons, Bactéries et Arthropodes xylophages.

KESTEMONT (1969) a appelé **nécromasse** la matière organique morte « sur pied », encore attachée, et qui, dans le cas présent, est surtout composée de branches et rameaux morts. La nécromasse aérienne ligneuse (« sur pied »), mesurée sur les 6 *Fagus* abattus, peut être estimée, par relation allométrique, à 1,8 t/ha. Une valeur si faible peut s'expliquer par le fait que les grosses branches du hêtre tombent après abscission (GELINSKY, 1933).

TABLEAU 7

Fagetum herbeux à Mirwart.
Chute de bois mort récolté périodiquement, trié selon le diamètre des branches et pesé

Année	fin: Ø < 1 cm	moyen: 1 < Ø < 3 cm	gros: Ø > 3 cm
	Récolté dans bacs 10 × 1/4 m²	Ramassé au sol 6 × 50 m²	
1969	574,0 kg/ha	1/7/70 0 kg/ha	0
		5/2/71 113,4 kg/ha	111,0 kg/ha
1970	427,6 kg/ha	21/9/71 33,8 kg/ha	14,0 kg/ha
1971	355,5 kg/ha	10/2/72 40,2 kg/ha	9,8 kg/ha
1972	440,1 kg/ha	16/8/72 114,2 kg/ha	250,3 kg/ha
Moyenne annuelle	449,3 kg/ha/an	142,0 kg/ha/an	181,0 kg/ha/an

Le bois mort au sol a été récolté dans les trappes à litière, et dans 6 carrés de 50 m² chacun distribués au niveau du sol du 1-7-1970 au 16-8-1972, soit pendant environ 2 ans (tableau 7).

La récolte dans les trappes a fourni du bois mort fin, de diamètre inférieur à 1 cm; mesurée pendant 4 années consécutives, elle a fourni une masse moyenne de rameaux morts de 449 kg/ha/an.

Au sol, les grands carrés ont fourni:
142 kg/ha/an de minces branches mortes de 1-3 cm de diamètre
181 kg/ha/an de grosses branches mortes de diamètre supérieur à 3 cm.

A signaler que le total de 323 kg/ha/an de branches mortes comporte 1,8 % de branches d'*Acer*.

Selon les recherches de MÖLLER *et al.* (1954), il convient d'ajouter 20 % à ces valeurs pour pertes dues à des actions biologiques ou techniques, ce qui fait une valeur totale de chute de bois mort de 926 kg/ha/an.

2.2.7. Ecailles, feuilles, inflorescences, fruits

La biomasse annuelle des écailles, feuilles, inflorescences et fruits, et par là, leur productivité, est établie d'après la chute de litière (tableau 8).

TABLEAU 8

Fagetum herbeux à Mirwart. Chute annuelle de litière (en kg/ha)

	Méthode de récolte	1968	1969	1970	1971	1972
Écailles de bourgeons	P	—	—	384,4	276,5	—
	B	—	238,6	434,8	311,1	357,0
	$\overline{m}$			409,6	298,3	
Feuilles *Fagus*	P	—	—	2.709	3.167	—
	C	2.230	2.810	2.689	—	—
				2.699		
Divers	P	—	—	87	54	—
	C	18	125	39	—	—
	$\overline{m}$			63		
Total	P	—	—	2.796	3.221	
	C	2.248	2.935	2.728	—	2.999
	$\overline{m}$			2.762		
Fruits	P	—	—	472	11,4	—
	B	—	—	402	13,6	385
	C	200	—	—	—	—
	$\overline{m}$			437	12,5	
Cupules	P	—	—	437	150	—
	B	—	—	405	117	188
	C	580	—	—	—	—
	$\overline{m}$			421	134	
Fruits + Cupules	P	—	—	909	161	—
	B	—	131	807	131	573
	C	780	105	—	—	—
	$\overline{m}$		118	858	146	

P: trappe à litière en forme d'entonnoir, réception à + 1,0 m.
B: trappe à litière en forme de bac carré; réception à + 0,15 m.
C: litière ramassée à même le sol (à + 0,0 m).

La chute de litière est mesurée par des récoltes périodiques dans 15 entonnoirs de plastique de 0,33 m² de superficie chacun (situés à 1 m du sol) et 10 bacs carrés de 0,25 m², situés à 0,15 cm du sol. Cela représente donc une surface de réception de 7,65 m². Il est curieux de constater que, pour une surface donnée de réception, les entonnoirs capturent moins d'écailles et de feuilles que les bacs plats. Le bois mort qui y tombe est également récolté. La phénologie de cette chute est représentée fig. 9.

Bourgeons

Les bourgeons foliaires se forment sur les rameaux d'un an et à peu près en même temps que ceux-ci. Il y a aussi les bourgeons qui abritent les futures inflorescences.

L'année suivante, les écailles des bourgeons s'accroissent, s'entrouvrent, et tombent, pendant que se développent les tissus méristématiques jeunes qu'elles protégeaient.

Il faudrait, à la productivité primaire, retirer, puis rajouter la biomasse de ces tissus méristématiques; on peut considérer la différence comme négligeable.

Il est de même difficile d'estimer et d'additionner l'accroissement vernal des écailles de l'année précédente, et la biomasse des nouvelles écailles des bourgeons de l'été et de l'automne. La meilleure valeur est celle de la chute vernale d'écailles; celle-ci additionne les deux phénomènes de naissance et d'accroissement.

Il n'est cependant pas sans intérêt d'estimer la biomasse des bourgeons formés en été sur les pousses feuillées: en 1971 (mesurée en février 1972), elle était de 496 kg/ha, ce qui est fort appréciable.

La quantité d'écailles de bourgeons recueillies en 1969, 1970 et 1971, atteint, en moyenne, 324 kg/ha.

Feuilles

La biomasse des feuilles mortes récoltées dans les trappes à litière ne présente pas de différence pondérale importante avec celle de ces mêmes feuilles à l'état vert avant leur chute.

Ce qui ne signifie pas que ces feuilles vertes n'ont pas régulièrement cédé au sol, par pluvio-lessivage, des substances organiques et minérales (potassium).

La biomasse des feuilles, vivantes ou mortes, s'est élevée en moyenne, pour les années 1968, 1969, 1970 et 1971, à environ 2.821 kg/ha (dont 2.267 de hêtre); les années 1969 et 1970 semblent s'être rapprochées de la moyenne; 1968 et 1972 paraissent avoir été défavorables; 1971 favorable.

Cupules et fruits

La production de fruits (faines), très variable d'une année à l'autre, atteint de 13 à 435 kg si l'on considère 5 années successives de 1968 à 1972; la moyenne pour 5 ans des fruits est de 224 kg/ha, et celle des cupules de 226 kg/ha; la quantité de cupules varie selon ces mêmes années, de 135 à 580 kg/ha/an.

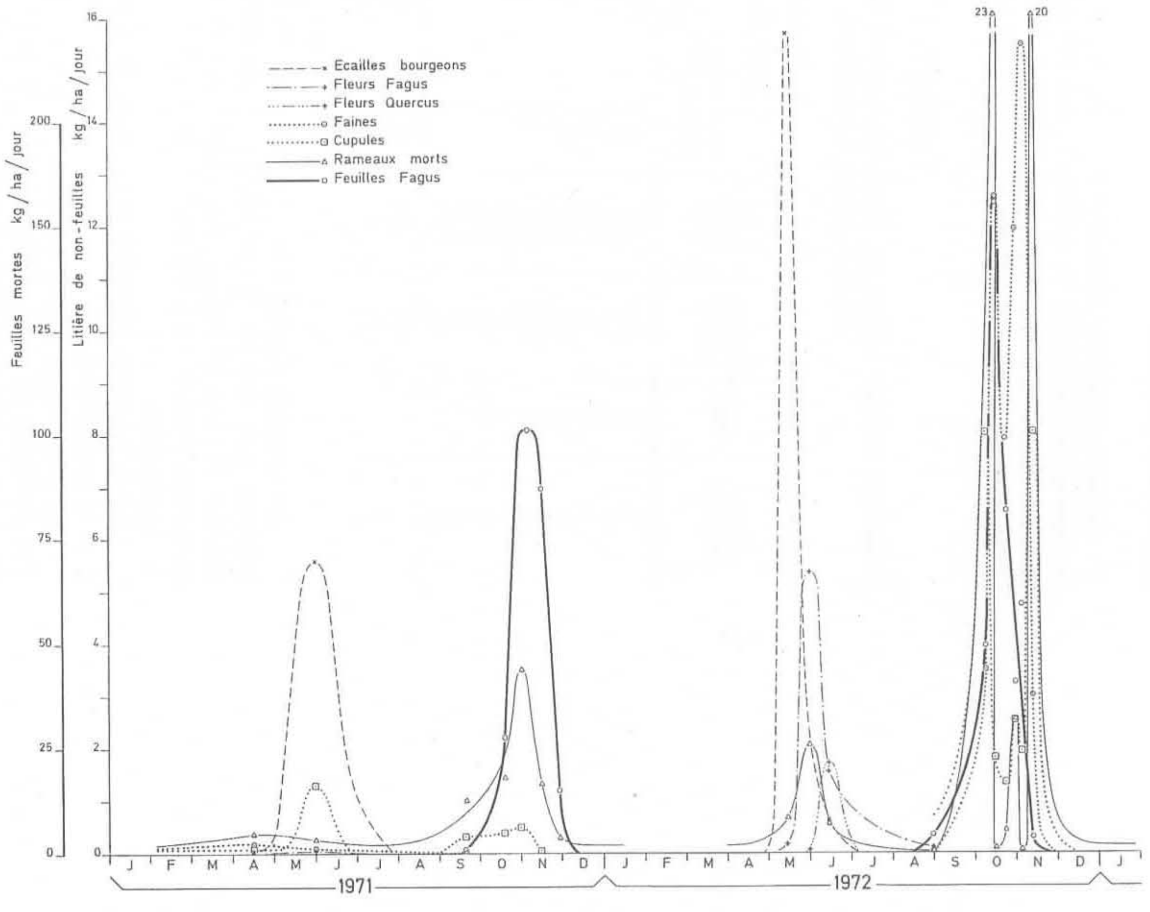


FIG. 9. — Fagetum herbeux à Mirwart. Succession des chutes des divers constituants de la litière au cours de 2 années successives. Variations des montants journalier et annuel à l'hectare.

2.3. Les strates au sol

2.3.1. Strate sous-arbustive

On peut considérer comme formant une strate sous-arbustive les jeunes *Fagus* de régénération naturelle ou artificielle, pouvant atteindre parfois 2 m de hauteur, mais ne dépassant généralement pas 0,5-1,0 m au moment de l'observation (1970-1974). A ce moment, leur âge moyen est de 9 ans (tableau 9).

Tableau 9

Fagetum herbeux à Mirwart. Biomasse et productivité annuelle ligneuse et foliaire de 13 *Fagus* de la strate sous-arbustive

N° de l'individu	Age	Hauteur (cm)	Ø au collet (cm)	Biomasse sèche (g)			Productivité annuelle sèche (g/an)
				Feuilles	Bois + Écorce Aérien	Racines	Bois + Écorce Aérien
1	14	210	2,53	54,0	282,5	75,5	57,2
2	21	178	2,68	61,0	305,4	108,5	43,7
3	14	138	1,59	16,1	67,3	26,0	12,0
4	14	106	1,65	15,0	61,4	28,0	11,0
5	10	76	0,96	3,5	13,0	6,5	2,7
6	11	93	1,01	4,9	14,3	6,8	2,8
7	8	47	0,74	2,2	4,8	4,0	1,3
8	10	35	0,69	2,0	4,1	3,1	0,9
9	7	40	0,48	1,3	2,2	2,0	0,5
10	9	26	0,52	1,0	2,1	0,7	0,4
1		130	1,3	10,0	43,0	14,0	11,0
2		161	1,4	22,0	58,0	36,0	17,0
3		177	1,8	29,0	111,7	56,8	19,0

Les zones de régénération sont bien limitées, et on a pu en mesurer la surface (60 a/ha) et la densité 200 *Fagus*/a). L'étude détaillée de 13 individus (3 dans la hêtraie à *Festuca,* 10 dans la hêtraie nue, voir tableau 9) a permis le tracé d'abaques, permettant d'estimer à 1.700 kg/ha la biomasse ligneuse des jeunes *Fagus* des zones de régénération.

Il faut y ajouter 149 kg/ha de biomasse ligneuse de quelques jeunes *Fagus* épars dans la phytocénose.

Le jeune *Fagus* moyen de 9 ans, d'une hauteur de 93 cm et d'un diamètre de 1,01 au-dessus du collet (tableau 9, n° 6) développe une biomasse aérienne ligneuse de 14,3 g de MS, dont 2,0 g de rameaux de moins de 3 ans; il déploie une phytomasse foliaire de 4,9 g MS.

Ainsi, la phytomasse foliaire correspondant aux 1.849 kg/ha d'organes ligneux aériens a pu être estimée à 465 kg/ha.

Pour obtenir la productivité aérienne ligneuse, on a séparé les rameaux de 1, 2 et 3 ans et divisé leur biomasse par leur âge respectif. La biomasse des rameaux de plus de 3 ans a été divisée par l'âge moyen. De la sorte, on a pu estimer à 2,8 g/an la productivité annuelle aérienne ligneuse du jeune *Fagus* moyen (tableau 9), et à 391 kg/ha/an la productivité annuelle aérienne ligneuse de cette strate sous-arbustive.

Ainsi, la productivité primaire annuelle des petits *Fagus* en régénération est de 465 + 391 = 856 kg/ha/an.

La biomasse des racines du jeune *Fagus* moyen est de 6,8 g, ce qui permet d'évaluer à 685 kg/ha la biomasse des racines de la strate sous-arbustive. Compte tenu d'un âge moyen de 9 ans, la productivité annuelle correspondante serait de 70 kg/ha; en ajoutant 20 kg/ha de chevelu radiculaire on obtient environ 90 kg/ha/an pour la productivité annuelle des racines de la strate sous-arbustive.

2.3.2. Strate herbacée

Biomasses

La phytocénose est caractérisée par une strate herbacée graminoïde abondante où domine *Festuca altissima*. En novembre 1968, où la hêtraie n'avait guère été éclaircie depuis longtemps, la biomasse totale des Fétuques, mesurée sur un carré moyen de 25 m² de surface, et extrapolée à l'ha, atteignait:

organes aériens	413 kg MS/ha
racines	430 kg MS/ha

Au printemps, *Anemona nemorose*, récoltée sur 100 m², a donné les biomasses suivantes:

organes aériens	2,6 kg MS/ha
organes souterrains	6,5 kg MS/ha

La phytocénose comporte d'autres espèces plus ou moins dispersées. En août 1975, ces espèces ont été récoltées dans des endroits épargnés par l'éclaircie de 1972, sur 12 m² de surface. On a trouvé, en ramenant à l'ha, pour les

	Organes aériens	Organes souterrains
Luzula luzuloïdes	20,0 kg MS/ha	22,0 kg MS/ha
Poa chaixii	15,0 kg MS/ha	
Oxalis acetosella	1,7 kg MS/ha	

Ces 36,7 kg d'organes aériens et 22 kg d'organes souterrains sont d'une importance minime, malgré la valeur phytosociologique très grande qu'ils représentent.

On a ainsi pu estimer à 514 kg/ha la biomasse aérienne de la strate au sol, se répartissant en 475 kg de Fétuques, 36 kg de Luzules, Poa et Oxalis et 3 kg d'Anémones.

La biomasse radiculaire atteint 459 kg/ha dont 430 kg de racines de Fétuques, 22 kg de racines de Luzules, Poa et Oxalis et 7 kg d'Anémones.

Nos données correspondent à une ambiance forestière réelle. Lors de coupes importantes et de débardement, on voit dominer *Deschampsia caespitosa.*

En 1975, après l'éclaircie de 1972, les *Festuca* se sont développées en une strate herbacée très drue, dans des conditions d'éclairement moyennes. On a observé lors de cette éclaircie probablement favorable, les valeurs suivantes ramenées à l'ha (en août), lors du pic de biomasse:

	Organes aériens	Organes souterrains
Festuca altissima	1.990 kg/ha	1.680 kg/ha

Productivité

En considérant le pic de biomasse, on peut estimer la productivité des organes aériens de la strate au sol à:

475 kg/ha/an de *Festuca altissima*
15 kg/ha/an de *Poa chaixii* (1)
20 kg/ha/an de *Luzula luzuloïdes* (2)
4 kg/ha/an d' *Oxalis* et *Anemone*

Total 514 kg/ha/an, valeur très moyenne pour une année très moyenne, et ne correspondant pas à la très forte productivité foliaire (et racinaire) de 1975 (jusque 2.000 kg/ha), et à la non moins forte productivité de hampes florales et inflorescences du début de l'été 1976.

De toute façon, le chiffre de 514 kg/ha/an devrait être majoré d'une certaine mortalité que nous n'avons pas pu mesurer.

En ce qui concerne la productivité annuelle des organes souterrains de cette strate au sol, on peut l'estimer, en supposant que les racines des graminées et Luzules se renouvellent tous les 2 ans, à 255 kg/ha/an. Les quelques 1,6 kg d'*Anemone* et *Oxalis* sont bien entendu négligeables.

2.3.3. Strate muscinale

Des polytrics (*Polytrichum formosum*) forment une strate muscinale où ils développent une biomasse aérienne de 20,8 kg/ha (mesurée sur 12 m^2), au sein de laquelle les jeunes pousses vertes détiennent 16 kg/ha, ce qui, de fait, semble correspondre à la productivité annuelle.

La biomasse des rhizoïdes de ces Mousses atteint 25 kg/ha, la productivité correspondante pourrait être estimée à 12 kg/ha/an.

(1) Cette valeur est plus élevée (faciès à *Poa chaixii*) dans d'autres parcelles de la même forêt.
(2) En tenant compte d'une valeur plus élevée dans d'autres parcelles de la même forêt, où l'espèce n'est pas étouffée par des *Festuca* poussant drus.

2.4. Synthèse. Biomasse et productivité primaire nette d'une hêtraie (Fagetum) semi-naturelle de type ardennais d'âge moyen de 140 ans

1. Il était intéressant d'étudier une telle hêtraie adulte malgré son âge, car il s'agit d'une des phytocénoses les plus remarquables et les plus classiques de l'Ardenne. La faible productivité à laquelle on s'attendrait, pour une haute futaie âgée de 140 ans (Müller *et al.* 1954 ont montré que le maximum de productivité de la hêtraie danoise, voisine de la hêtraie ardennaise, est obtenu à 40 ans: incrément des organes ligneux aériens et souterrains: 9 t/ha, et décline ensuite progressivement avec l'âge: incrément des organes aériens et ligneux pour une forêt de 100 ans: 6 t/ha), est en réalité rehaussée par le traitement et la technique des éclaircies (voir Duvigneaud 1970).

D'autre part, la compétition entre individus fait que les arbres de même âge (déjà avancé) présentent une large gamme de dimensions, qui confère à la forêt un aspect relativement naturel, avec mélange assez équilibré d'arbres minces, moyens ou gros. La strate au sol est bien développée, et la régénération abondante.

2. Biomasses et productivités primaires sont réunies au tableau 10 et fig. 4 et 8.

La **biomasse ligneuse** des arbres, pour un âge moyen de 140 ans, comporte:

	225 t de troncs/ha
	145 t de houppiers/ha
	75 t de racines/ha
Soit un total de	445 t MS/ha.

L'**accroissement ligneux** des arbres et arbustes peut être estimé à:

troncs	2,53 t/ha/an	(productivité relative 1,11 %)
houppiers	4,27 t/ha/an	(productivité relative 2,96 %)
jeunes arbres de régénération	0,39 t/ha/an	(productivité relative 20 %)
racines	1,45 t/ha/an	(productivité relative 1,87 %)
Total	8,64 t/ha/an	

La productivité annuelle de **feuilles** de *Fagus* grands et petits, environ 3.286 t/ha (2.821 + 465) est moyenne, pour un index foliaire moyen de 6,4 ha/ha; elle varie néanmoins fortement suivant les années, et il en résulte une grande variabilité dans la productivité ligneuse.

La productivité des **fruits** (faines) est naturellement variable suivant les années; son estimation est difficile, car la consommation par les frugivores (ramiers) est immédiate; on peut estimer, les bonnes années, un minimum de 600 kg/ha; en moyenne, 224 kg/ha/an.

La productivité des **cupules** ne suit pas celle des fruits (cupules « vides » lors d'années peu favorables); sa valeur moyenne de 226 kg/ha peut s'élever à 472 kg lors des années favorables.

Le **bois mort** est peu abondant; on peut estimer à 50 kg/ha/an la quantité de rameaux de l'année morts la même année.

La productivité herbeuse de la **strate au sol** est variable selon les conditions d'éclairement. Dans le cas d'une futaie continue à cimes confluentes, nous l'avons estimée à 530 kg/ha/an; dans des zones plus éclairées latéralement et lors d'années favorables, elle peut atteindre 2.000 kg/ha/an.

La productivité des **racines** de tous calibres des diverses strates atteint, en tenant compte du chevelu des racines d'arbres:

1.860 + 90 + 255 + 12, soient 2.217 kg/ha.

TABLEAU 10

Fagetum herbeux à Mirwart. Biomasses et productivités annuelles

	Biomasse kg/ha	Productivité annuelle kg/ha/an
Aérien		
Strate arborescente		
houppier	144.322	4.268
tronc	224.565	2.530
total	368.887	6.798
Feuilles	2.821	2.821
Écailles	324	324
Cupules	226	226
Faines	224	224
Mortalité annuelle du bois		50
Strates au sol		
Strate sous-arbustive		
Bois	1.849	391
Feuilles	465	465
Strate herbacée	514	514
Strate muscinale	21	16
TOTAL AÉRIEN	375.331	11.828
Souterrain		
Strate arborescente	74.000	1.860
Strate au sol		
Strate sous-arbustive	685	90
Strate herbacée	459	255
Strate muscinale	25	12
TOTAL SOUTERRAIN	75.169	2.217
TOTAL AÉRIEN + SOUTERRAIN	450.500	14.046
Bois mort sur pied	1.800	
Chute annuelle de bois mort	926	
Matière organique du sol	150.700	

3. Ainsi, la productivité primaire nette du Fagetum herbeux est de, en t/ha:

Arbres	tronc et branches	6,80
	feuilles	2,82
	écailles	0,32
	fruits	0,22
	cupules	0,23
	racines	1,36
	chevelu de racines	0,50
Arbrisseaux	tiges	0,39
	feuilles	0,47
	racines	0,09
Herbes et mousses	aérien	0,53
	souterrain	0,26
Bois mort		0,05
Total		14,04

A cela, il faut encore ajouter les parties consommées, et un certain pluvio-lessivage de matières organiques directement rendues au sol.

4. Il y a néanmoins diverses manières d'estimer la productivité biologique des forêts. Un des problèmes essentiels et difficiles est la mortalité des organes ligneux.

On a estimé à 1,8 t la nécromasse, c'est-à-dire le « bois mort debout » (branches mortes attachées); on a estimé d'autre part à 925 kg/ha/an la litière de bois mort; en gros, chaque année, le tiers de la mortalité du bois (peu importante!) tombe au sol.

L'**incrément vrai** (au sens des Soviétiques) qui, dialectiquement, vaut la différence entre ce qui naît et ce qui meurt et correspond à peu près à l'augmentation de biomasse ΔB, est, en soustrayant de ce qui naît, ce qui meurt:

	+	−	
	6,80		
	2,82	2,82	
	0,32	0,32	
	0,22	0,11	
	0,23	0,23	
	1,36		
	0,50	0,50	
	0,39		
	0,47	0,47	
	0,09		
	0,05	0,05	(bois mort de l'année courante)
	0,53	0,53	
	0,26	0,24	
		5,27	Mortalité des organes nouveaux = M_N
		0,93	Mortalité des organes anciens = M_A
PN_1 =	14,04	6,20	Mortalité totale = M_T

soit 14,04 − 6,20 = 7,84 t/ha/an.

C'est, pour certains, l'**accrétion,** alors que **l'incrément** T est seulement la formation de nouveaux tissus vivaces, essentiellement ligneux; ici,

$$T = 6{,}80 + 0{,}39 + 1{,}36 + 0{,}09 + 0{,}11 + 0{,}02 = 8{,}77 \text{ t/ha/an.}$$

5. Ainsi, nous avons dégagé, pour la Hêtraie à *Festuca* de 145 ans, trois données de productivité:

PN_1 productivité primaire nette: 14,04 t/ha/an
T incrément: 8,77 t/ha/an
ΔB augmentation de biomasse ([1]): 7,84 t/ha/an (14,04 − 6,20).

Alors que PN_1 et T correspondent à un flux d'assimilats, et par là d'énergie (énergie solaire de départ voisine de 8.10^9 k cal/ha), ΔB correspond à un bilan. Dans une forêt climax, $\Delta B = 0$; la hêtraie ardennaise, malgré son aspect sauvage et grandiose, est loin d'une forêt climax, et ceci à cause du traitement économique constant qu'elle subit (voir DUVIGNEAUD et SCIEUR, ce volume).

D'autres valeurs devraient être fixées: la productivité brute PB, et la productivité nette de l'écosystème PNE.

Ici, il nous faut utiliser des données empruntées, car la mesure de PB et PNE est difficile et coûteuse.

MÖLLER *et al.* (1954) ont mesuré PB pour des hêtraies danoises d'âge croissant; ils ont trouvé une productivité brute (*assimilation*) de 21 t/ha/an pour une forêt de 85 ans; cela « colle » bien avec les 17,2 t/ha/an trouvées plus récemment et avec des techniques beaucoup plus élaborées par SCHULZE et KOCH (1970) pour la Hêtraie de Solling de 120 ans. Il semble que pour la Hêtraie de Mirwart, une valeur de 17 t/ha/an de PB est proche du réel.

Nous pouvons ainsi obtenir RA, respiration des autotrophes:

$$RA = PB - PN_1 = 17{,}0\,t - 14{,}04\,t = 2{,}96\,t$$

De là, on peut passer à PNE,

PNE = PB − (RA + RH), où RH, respiration des hétérotrophes, est égal à la mortalité.

Comme il s'agit d'un flux annuel, il ne faut pas tenir compte du vieux bois mort, et la mortalité est $M_N = 5{,}27$.

Ainsi, en gros:

$$PNE = 17{,}0 - (2{,}96 + 5{,}27) = 8{,}77 \text{ t/ha/an.}$$

On retrouve l'incrément T (PNE = T), puisqu'on a supposé en équilibre le niveau des décomposeurs, en supposant que toute la chute de litière est utilisée de manière que la quantité d'humus est constante ($\Delta H = 0$).

L'humus et la matière organique morte disséminée dans les horizons minéraux A_1, A_2 et (B) du sol forment une matière organique morte de 150 t/ha.

[1] Ou plus exactement de phytomasse.

3. LA HÊTRAIE NUE

3.1. L'ÉCOSYSTÈME

La phytocénose est constituée d'une haute futaie de 27-30 m de haut à dominance de Hêtres (*Fagus sylvatica*) mais mêlée d'un certain nombre de Chênes (*Quercus robur* et *Q. petraea*).

Quelques *Fagus* dominés vivotant, de taille réduite à quelques mètres, forment, avec quelques *Carpinus*, une strate arborisée secondaire peu importante. Malgré une strate au sol dispersée, composée de touffes très isolées de *Festuca altissima, Luzula luzuloïdes, Deschampsia caespitosa, Carex remota, Carex pilulifera* (indiquant une acidité plus forte que dans la Hêtraie herbeuse), la régénération du Hêtre est abondante; cette régénération est rendue possible par une structure relativement ouverte des cimes des grands arbres, à cause d'éclaircies assez récentes.

Une strate muscinale également dispersée comporte essentiellement *Polytrichum formosum*.

La phytocénose est établie sur un sol brun acide peu profond, formé à partir d'un limon caillouteux moyennement profond reposant sur une roche-mère quartzo-schisteuse.

L'humus est du type moder, C/N = 25; le pH du sol est d'environ 3,8; il y a 0,2 meq. Ca^{++} échangeable par 100 g de sol.

Les Lombrics sont rares, et la pédofaune surtout composée d'Acariens.

Les conditions du climatope ont pu être précisées par la construction sous forêt d'une station écoclimatologique dans la parcelle 1 (fig. 10), comportant,

a) pour la mesure de la température et de l'humidité de l'air:

un abri météorologique comprenant:

- thermohygrographe à enregistrement continu de la température et de l'humidité relative de l'air,
- thermomètre à maxima,
- thermomètre à minima,
- thermomètre à mesure-étalon pour contrôle hebdomadaire du thermographe;

b) pour la mesure de la température du sol, des géothermomètres à petit réservoir de mercure.

- première station: −10, −15, −20, −25, −50, −90 cm
- deuxième station: −5, −10, −20, −30 cm;

c) pour la mesure des précipitations:

- une série de 7 pluviomètres de type Hellman (200 cm²) alignés plus ou moins N-S,
- une série de 7 pluviomètres « Auges » (2.000 cm² d'ouverture), en zinc, alignés plus ou moins W-E,
- une série de 3 gouttières en PVC de 1 m de longueur, situées à 1,2 m de hauteur sous les cimes des hêtres;

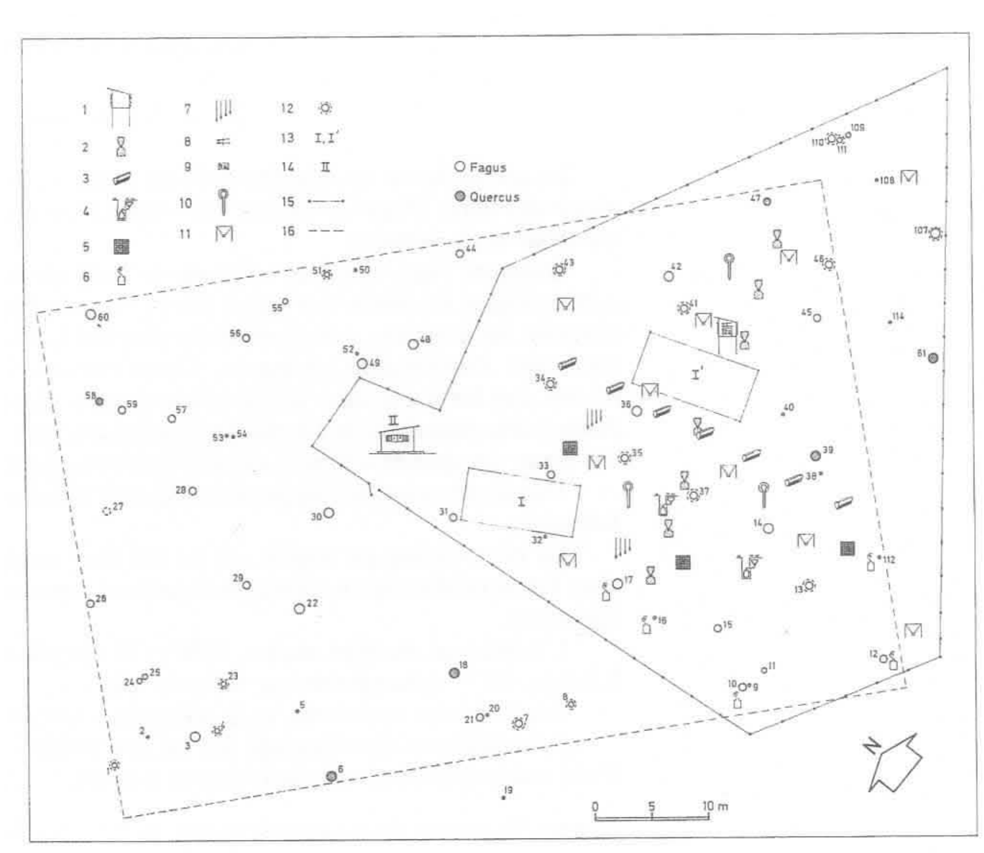
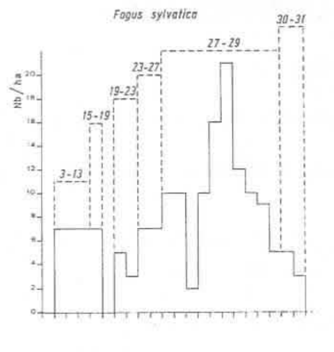


FIG. 10. — Fagetum nu à Mirwart. La parcelle 1 et le parc instrumental.

1. Abri météorologique
2. Pluviomètre
3. Pluviomètre-auge
4. Lysimètre
5. Lysimètre de litière
6. Gouttière d'écoulement
7. Thermomètres sol
8. Thermomètres à maxima et minima
9. Thermohygrographe
10. Pyranomètre sphérique
11. Trappe à litière en forme d'entonnoir
12. Collier de mesure d'accroissement de circonférence.
13. Aire de récolte du bois mort.
14. Laboratoire
15. Parcelle clôturée
16. Parcelle inventoriée.



Quercus robur et Quercus petraea

Nb/ha

Circ. à 1,3 m (cm)

FIG. 11. — Fagetum nu à Mirwart. Répartition des *Fagus* et des *Quercus* selon les classes de circonférences d'après l'inventaire de 1969.

d) pour la mesure de l'eau dans le sol: des stations lysimétriques simples;

e) pour la mesure du rayonnement:

— 3 pyranomètres de Davos (BELLANI) mesurant le rayonnement de 0,3 à 3 mm sur une surface sphérique.

Pour les données obtenues, voir VAN SEVEREN (ce volume).

3.2. LA STRATE DES ARBRES

3.2.1. L'inventaire. Les caractéristiques

Deux parcelles d'études d'une surface totale de 58 ares furent choisies pour leur homogénéité (en dehors de très fortes clairières d'éclaircie). Un premier inventaire fut levé en mars 1969, un second en septembre 1972, un troisième en avril 1975.

Le premier inventaire de mars 1969 permit de dénombrer 79 *Fagus*, 15 *Quercus* et 1 *Carpinus* de haute futaie, 16 *Fagus* dominés dont 13 véritablement avortés. On voit que, dans les parcelles inventoriées, 13 *Fagus* (soit 22/ha) sont des « avortons », dont la hauteur varie entre 3 et 13 m, leur diamètre allant de 4 à 12 cm; il y a 3 arbres de 15 m de haut (diamètre 14-16 cm), soit 7/ha.

On passe alors à la futaie régulière, avec 79 arbres dont les hauteurs s'étagent entre 19 et 31 m. Il s'agit cependant d'une futaie subéquienne âgée de plus ou moins 130 ans en 1969, mais dont les arbres se sont développés d'une manière très diverse, leur DHP (= DBH) variant de 20 à 70 cm.

Ce total de 111 arbres sur 58 ares, transposé à l'ha, donne une densité de 190 arbres/ha, dont 163 *Fagus*, 25 *Quercus* et 2 *Carpinus*. On peut les classer en classes de circonférence et selon la hauteur (fig. 11).

Ainsi, à l'exception d'un petit nombre d'arbres totalement dominés et vivotants, la répartition des arbres en classes de circonférences est régulièrement répartie autour de la classe la plus fréquente (circonférence 1,60 à 1,30 m), et la hêtraie présente un aspect semi-naturel.

En voici les principales caractéristiques:

densité: 190 arbres/ha;
âge moyen en 1969: ± 130 ans;
hauteur moyenne de la futaie: 27-28 m;
hauteur moyenne des dominants: 29-30 m;
diamètre moyen de l'ensemble des arbres: 42,3 cm;
diamètre moyen des arbres de futaie: 50,9 cm;
surface terrière: 28,9 m^2/ha;

L'index foliaire a été mesuré sur la chute des feuilles au cours d'années successives: 1971: 5,6; 1972: 8,1; 1973: 5,6.

3.2.2. Mesures provisoires de biomasses et productivité. Le Fagus 27. Méthodes et techniques

1. Au départ, un seul arbre, brisé par la foudre en été 1969 et étudié selon les techniques du laboratoire d'écologie de l'U.L.B., servit à l'estimation de mesures de biomasse et productivité par la méthode de l'arbre moyen (DUVIGNEAUD *et al.*, 1970).

Cet arbre (*Fagus* n° 27) avait les caractéristiques principales suivantes (pour le détail, voir DUVIGNEAUD *et al.*, 1970):

circonférence à 1,30 m:	1,62 m
DHP:	51,5 cm
surface terrière:	0,21 m²
hauteur:	31,0 m
biomasse aérienne ligneuse:	2.441 kg
productivité nette primaire id.:	47,7 kg/an
âge:	119 ans.

Cet arbre était malheureusement bifourchu à partir de 9 m de haut, de sorte que son houppier était particulièrement important (surtout la catégorie supérieure à 25 cm); voici le détail des biomasses en MS:

tronc:	1.000 kg
houppier:	1.441 kg
	2.441 kg

D'après l'inventaire, il y a en tout 190 arbres à l'ha, dont la surface terrière globale est de 28,9 m²/ha. La surface terrière de l'arbre moyen est donc de 28,9/190 soit 0,153 m². Or, la surface terrière du *Fagus* n° 27 est de 0,21 m²; F_{27} n'est donc pas l'arbre moyen. Si on fait l'hypothèse que tous les arbres sont des *Fagus,* on peut admettre que le *Fagus* moyen est au *Fagus* n° 27 comme 0,153 est à 0,21, ou dans un rapport de 0,73. La biomasse du *Fagus* moyen (1) est ainsi de 2.441 × 0,73 = 1.781 kg.

En supposant 190 *Fagus*/ha, la biomasse aérienne ligneuse totale de la hêtraie s'élèverait ainsi à 339 t/ha.

DUVIGNEAUD *et al.* (1972), utilisant un correctif basé sur la mesure du volume d'un certain nombre d'arbres moyens mesurés selon les tables de GRUNDER et SCHWAPPACH (1952), ont obtenu pour la biomasse totale, une valeur moindre: 315 t MS/ha. Mais la lecture dans ces mêmes tables des volumes de tous les 190 arbres de l'inventaire donne, en appliquant une densité de 0,67, une valeur de 334 t/Ha, dont 58 t de menu bois.

(1) Ainsi considéré, l'arbre moyen est celui dont la surface terrière est la moyenne arithmétique de la surface terrière totale. Une plus grande précision serait obtenue en faisant intervenir la hauteur.

De toute manière, ces valeurs de 1972 étaient rapprochées, car on assimilait des *Quercus* assez nombreux à des *Fagus*.

2. Il est bien connu que les biomasses des divers individus de la même espèce caducifoliée, ou même de diverses espèces caducifoliées, exprimées en fonction du DHP, se situent sur la même courbe dans une région donnée. Il était donc assez normal d'assimiler les *Quercus* à des *Fagus*. Mais il n'en va plus de même s'il s'agit de diviser chaque arbre en compartiments, et plus spécialement en tronc et houppier, celui-ci étant lui-même divisé en catégories.

Ce pourquoi il était nécessaire d'étudier séparément les *Quercus* et les *Fagus* (aussi pour l'analyse chimique des divers organes).

D'abord, pour les *Fagus,* nous avons utilisé les courbes et proportions obtenues dans la Hêtraie à Fétuques à partir d'abattages; on voit (fig. 2) que le *Fagus* n° 27 se situe bien sur la courbe des biomasses.

Pour les *Quercus,* nous avons utilisé les courbes et proportions obtenues dans diverses chênaies avoisinant la Chênaie étudiée, spécialement à Wèves et Férage (Duvigneaud et Denaeyer 1972). Une abaque uniquement pour les Chênes (n = 60) de toutes stations existe déjà.

3. Des colliers métalliques de mesure d'accroissement continu ont été placés sur 16 *Fagus* et 3 *Quercus,* qui ont permis de mesurer l'augmentation du diamètre à 1,30 m entre 1971 et 1975.

3.2.3. Biomasses ligneuses aériennes

Malgré un inventaire précis, il n'est pas facile d'établir les biomasses exactes lorsqu'on ne possède qu'un arbre-échantillon, même si le *Fagus* 27 est voisin de l'arbre moyen. Nous avons utilisé dès lors les caractéristiques de la Hêtraie herbeuse du site voisin et assez comparable, et d'autre part, celles des Chênaies diverses étudiées précédemment dans la même région (voir § précédent).

1. Lues sur l'abaque de la Hêtraie herbeuse, complétée par le Hêtre F_{27}, les biomasses totales des *Fagus* des parcelles de 58 ares sont les suivantes, pour les inventaires respectifs de 1969, 1972, 1975, en kg/ha:

	1969	1972	1975
79 *Fagus* de haute futaie	147.272	160.389	164.982
3 *Fagus* de 15-19 m	697	781	826
13 *Fagus* avortons	709	803	846
1 *Carpinus*	467	467	467

Lus sur une abaque des Chênes de la région, la biomasse totale des *Quercus* est de:

	1969	1972	1975
15 *Quercus* de haute futaie	37.532	39.428	39.784

Ces données, extrapolées à l'ha, nous donnent, en kg/ha:

	1969	1972	1975
Futaie			
141 *Fagus*	253.917	276.533	284.452
25 *Quercus*	64.710	67.979	68.593
2 *Carpinus*	805	805	805
Sous-étage			
22 *Fagus*	2.423	2.732	2.883
	321.855	348.049	356.733

2. Nous avons vu au paragraphe précédent qu'en supposant que tous les arbres sont des *Fagus* et en passant à l'arbre moyen à partir du seul arbre abattu et étudié dans la parcelle F_{27}, et qui est quelque peu plus gros que l'arbre moyen, on trouve une biomasse totale de 339 t/MS/ha. L'arbre moyen a une surface terrière de 0,153 m^2, et sa biomasse est de 1.785 kg.

Si on décompte les 22 avortons, dont la surface terrière globale ne dépasse pas 0,12 m^2, on trouve que la surface terrière du *Fagus* moyen est de 0,171 m^2; sa biomasse rapportée à celle de F_{27}, est de 1.980 kg.

On peut alors faire le calcul suivant, pour les biomasses à l'ha, en mesurant les *Quercus* sur l'abaque générale des *Quercus* [1] de la région:

141 *Fagus* (futaie): 1.980 × 141 =	279.180 kg
22 *Fagus* (dominés)	2.782
25 *Quercus*	63.010
2 *Carpinus*	480
Soit une biomasse totale de	345.452 kg

3. Les diverses méthodes utilisées donnent les valeurs suivantes, pour la biomasse aérienne ligneuse totale en 1969: 322 t, 334 t, 339 t, 345 t. Il semble qu'une moyenne de 336 t MS/ha est très satisfaisante.

Une telle moyenne comporte:

Fagus	278 t/ha
Quercus	57 t/ha
Carpinus	1 t/ha

En appliquant à la biomasse des *Fagus* les proportions entre compartiments obtenues pour la hêtraie herbeuse, on obtient, pour *Fagus*:

troncs	61 % de 278 t:	170 t/ha
houppiers:	39 % de 278 t:	108 t/ha.

Pour *Quercus*, en appliquant les valeurs obtenues pour Férage et Virelles, on a:

troncs	73 % de 57 t:	43 t/ha
houppiers	27 % de 57 t:	14 t/ha.

---

[1] Lecture individuelle des arbres sur abaque.

L'unique *Carpinus* peut être assimilé à un *Fagus* (0,6 t = tronc; 0,4 t = houppier).

Ainsi, la structure grossière de la futaie apparaît:

troncs	170 + 43 + 0,6 t = 213,6 t/ha
houppiers	108 + 14 + 0,4 t = 122,4 t/ha.

4. En ce qui concerne les biomasses des diverses catégories de branches, seul l'arbre foudroyé F_{27} a été débité. Il était malheureusement fourchu à 9 m de la hauteur du tronc, et la catégorie au-dessus de 25 cm est largement pléthorique.

Ce pourquoi, à la méthode de l'arbre moyen, nous avons substitué celle qui consiste à supposer que la distribution des biomasses dans la hêtraie nue est analogue à cette distribution dans la hêtraie herbeuse (tableau 3). Pour les 108 t des houppiers de *Fagus* on obtient les valeurs rassemblées à la colonne gauche du tableau 11.

En ce qui concerne les *Quercus,* les 14,4 t de houppiers ont été réparties en assimilant ces houppiers à ceux de la chênaie de Férage (colonne droite du tableau 11).

On voit que, pour les *Fagus,* les 108 t/ha de houppiers peuvent se répartir en 37 t/ha de menu bois et 71t/ha de branches de diamètre supérieur à 7 cm.

C'est-à-dire que le *bois fort* atteint, à l'ha, 169 t de troncs + 71 t de branches = 240 t/ha, écorce comprise; il y a 17 t d'écorce.

TABLEAU 11

Fagetum nu à Miwart. Biomasse aérienne ligneuse d'un hectare de forêt. Pour les deux essences présentes (hêtre et chêne), répartition en troncs, houppiers, branches de différents diamètres, rameaux (en kg/ha)

	Fagus			*Quercus*		
	Bois	Écorce	Total	Bois	Écorce	Total
Troncs	159.097	10.155	169.252	38.675	4.415	43.090
Houppiers						
0 - 1 cm	—	—	5.922	—	—	1.404
1 - 3	8.375	1.939	10.314	1.420	798	2.218
3 - 5	9.334	1.925	11.259	1.128	560	1.688
5 - 7	9.021	1.432	10.453	1.070	459	1.529
7 - 10	12.931	1.747	14.678	1.661	548	2.209
10 - 15	13.631	1.548	15.179	1.992	576	2.568
15 - 20	12.719	1.182	13.901	1.487	373	1.860
20 - 25	14.171	1.232	15.403	354	78	432
>25	10.717	932	11.649	25	3	28
Total			108.758			13.936
Rameaux 1 an	272 kg/ha			105 kg/ha		
2 ans	314 kg/ha			87 kg/ha		
3 ans	320 kg/ha			101 kg/ha		
> 3 ans	5.016 kg/ha			1.111 kg/ha		
Bourgeons	373 kg/ha			39 kg/ha		

Pour les *Quercus,* les 15 t/ha de houppiers peuvent se répartir en 7 t de menu bois et 8 t de branches de diamètre supérieur à 7 cm.

Le *bois fort,* atteint à l'ha, 48 t de troncs + 8 t de branches = 56 t/ha, écorce comprise; il y a 6 t d'écorce.

3.2.4. Productivité ligneuse aérienne

1. Au départ, le *Fagus* 27, brisé par la foudre en 1969 servit seul à l'estimation de mesures de productivité par la méthode de l'arbre moyen.

On a vu que cet arbre, âgé de 119 ans, de DHP égal à 51,5 cm et d'une hauteur de 31 m, avait une surface terrière de 0,21 m², et une biomasse aérienne ligneuse de 2.445 kg.

Fourchu à partir de 9 m de haut, il présentait un houppier fort important, dont voici le détail des productivités:

— tronc: bois: 12,64; écorce: 0,58; total: 13,22 kg/an

— houppier:
diamètre supérieur à 1 cm bois: 27,33; écorce: 3,75; total: 31,08 kg/an
diamètre inférieur à 1 cm:

1 an	1,400 kg
2 ans	0,305 kg
3 ans	0,355 kg
supérieur à 3 ans	1,700 kg
total	3,760 kg

— tronc + houppier: 47,7 kg/an.

Le *Fagus* 27 a été ramené à un arbre moyen de surface terrière de 0,153 m², dont la productivité annuelle se monte à 34,75 kg/an (voir plus haut).

En supposant 190 arbres/ha (1), la productivité aérienne ligneuse totale de la Hêtraie s'élèverait ainsi à 6,60 t/ha/an.

2. Si on établit l'arbre moyen en décomptant les 22 avortons, dont la surface terrière ne dépasse pas 0,12 m², la surface terrière du *Fagus* moyen s'élève à 0,171 m²; sa productivité annuelle aérienne ligneuse correspondante est de 38,84 kg/an.

On peut alors faire les estimations et calculs suivants:

141 *Fagus* (futaie)	5.477 kg/an
22 *Fagus* (dominés)	28
25 *Quercus* (2)	1.667
2 *Carpinus*	10
	7.182

soit une productivité annuelle aérienne ligneuse de 7,2 t/ha/an.

(1) L'abaque générale, fig. 5, permet d'assimiler les *Quercus* aux *Fagus.*
(2) Abaque de productivité de *Quercus,* stations diverses; n = 60. (KESTEMONT, 1975).

3. Lues sur l'abaque de la Hêtraie herbeuse, complétée par le *Fagus* 27, les productivités annuelles aériennes des parcelles de 58 ares, ramenées à l'ha, sont les suivantes, en kg/ha/an:

Futaie	1969	1972 [1]	1975
145 *Fagus*	4.395	4.600	4.685
25 *Quercus*	1.141	1.200	1.578
2 *Carpinus*	9,5	9,5	9,5
Sous-étage			
22 *Fagus*	8,6	9,9	9,9
Total	5.554	5.820	6.283

Soit une productivité annuelle aérienne ligneuse totale de 6,0 t en moyenne.

4. Une autre manière d'évaluer la productivité annuelle aérienne ligneuse se base sur des estimations successives de biomasses d'après inventaires, et lecture sur abaque.

En 1969, la biomasse aérienne ligneuse était de 321.855 kg/ha, en 1972, elle atteignait 348.048 kg/ha. 4 périodes de végétation séparent ces mesures. $\Delta B/4$ égale 6.548 kg/ha/an.

De 1973 à 1975 par contre, $\Delta B/2$ n'est que de 4.342 kg/ha/an.

Au total des 6 années séparant les inventaires de 1969 et 1975, on obtient une productivité annuelle aérienne ligneuse de 5.813 kg/ha/an. Pour obtenir la productivité primaire, il convient d'y ajouter la mortalité (bois mort), c'est-à-dire 1.034 kg/ha/an, on obtient ainsi 6.847 kg/ha/an.

Les diverses méthodes utilisées donnent les valeurs suivantes, pour la productivité annuelle aérienne ligneuse:

6,6 t/ha/an
6,0 t/ha/an
6,8 t/ha/an
7,2 t/ha/an.

Il semble qu'une moyenne de 6,65 t/ha/an soit très satisfaisante, avec respectivement, 5,44 t/ha pour les *Fagus*, 1,20 t/ha pour les *Quercus* et 0,01 t/ha pour les *Carpinus*.

De cette manière, (tableau 12), la productivité des *Fagus* (5.440 kg) se répartit en 2.025 kg de troncs et 3.415 kg de houppiers dont 2.125 kg de menu bois et 1.290 kg de bois fort. La productivité des rameaux de diamètre inférieur à 1 cm est de 1.099 kg/ha/an.

[1] En utilisant l'abaque de productivité des *Quercus* toutes stations, on obtient, pour 1969 et pour la parcelle de 58 ares, 967 kg.

TABLEAU 12

Fagetum nu à Mirwart.
Productivité annuelle aérienne ligneuse d'un hectare de forêt.
Pour les deux essences présentes (hêtre et chêne), répartition en troncs, houppiers, branches de différents diamètres, rameaux (en kg/ha/an)

	Fagus			*Quercus*		
	Bois	Écorce	Total	Bois	Écorce	Total
Troncs	1.903	122	2.025	546	62	608
Houppiers						
0 - 1 cm	—	—	1.099			265
1 - 3	411	95	506			
3 - 5	198	70	268	203	100	303
5 - 7	217	35	252			
7 - 10	191	26	217			
10 - 15	291	33	324			
15 - 20	221	21	242	20	4	24
20 - 25	254	22	276			
> 25	213	18	231			
Total			3.415			591
Rameaux 1 an	272 kg/ha/an			106 kg/ha/an		
2 ans	157 kg/ha/an			43 kg/ha/an		
3 ans	107 kg/ha/an			34 kg/ha/an		
> 3 ans	563 kg/ha/an			82 kg/ha/an		

La productivité des Chênes (1.200 kg) se répartit en 608 kg/ha/an de troncs et 591 kg/ha/an de houppiers dont 567 kg de menu bois et 24 kg de bois fort. La productivité des rameaux de diamètre inférieur à 1 cm est de 264 kg/ha/an.

Les détails pour les divers compartiments et diverses catégories sont donnés au tableau 12.

La productivité du bois fort atteint 2.633 + 1.314 = 3.947 kg/ha/an, celle du menu bois est de 2.692 kg/ha/an, dont 1.362 kg de rameaux de diamètre inférieur à 1 cm.

3.2.5. Racines

Utilisant un rapport racines/organes ligneux aériens égal à 20 % de la biomasse aérienne ligneuse (hêtraie herbeuse), nous obtenons, pour la hêtraie étudiée, 68 t/ha. Notons ici que MANIL *et al.* (ce volume) ont trouvé pour des racines fines (diamètre inférieur à 5 mm) des horizons supérieurs A_{10}, A_{11} et A_{12} soit pour une profondeur d'environ 8,5 cm, une biomasse de 1.615 kg/ha.

En considérant un rapport biomasse/productivité semblable à celui des parties aériennes ligneuses, on peut estimer l'accroissement annuel des racines des arbres à

1,32 t/ha/an. Il faut encore ajouter 0,5 t/ha correspondant au chevelu radiculaire (ORLOV, 1955).

Ainsi, la productivité annuelle des racines d'arbres peut être évaluée à 1,82 t/ha/an.

3.2.6. Bois mort

La nécromasse aérienne ligneuse sur pied peut être estimée à 2 t/ha, par relation allométrique (tableau 2); elle est cependant certainement plus élevée, car la relation ne tient pas compte qu'un sixième des arbres sont des *Quercus,* beaucoup plus riches en bois mort que les *Fagus.*

La chute de litière de bois mort a été recueillie pendant 61 mois (1970 à 1975) dans les trappes en plastique (petit bois mort) et sur 6 placettes totalisant une surface de 50 m^2 (bois mort moyen et gros). Ce qui donne annuellement les valeurs approximatives de:

429 kg de rameaux morts (diamètre < 1 cm)
158 kg de bois mort moyen (entre 1 et 3 cm)
447 kg de bois mort gros (diamètre > 3 cm).

Soit un total de 1.034 kg que l'on peut porter à 1.240 kg en ajoutant 20 % pour les pertes par décomposition.

La phénologie de la chute est représentée fig. 12.

3.2.7. Écailles, feuilles, cupules et fruits

La biomasse de ces divers organes, et de là leur productivité a été établie d'après la chute de litière.

Celle-ci fut recueillie régulièrement pendant 7 années successives (de 1969 à 1975, tableau 13), dans 10 entonnoirs de plastique de 0,5 m^2 d'ouverture, totalisant une surface de 5 m^2. La phénologie de la chute est représentée fig. 12.

TABLEAU 13

Fagetum nu à Mirwart. Chute annuelle de litière (en kg/ha)

	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975
Écailles de bourgeons	—	—	231	288	280	394	239
Fleurs	—	—	6	23	12	147	—
Feuilles							
Fagus	2.720	2.458	2.565	2.760			
Quercus	510	422	412	399			
Total	3.230	2.880	2.976	3.160	2.834	2.603	2.747
Fruits	—	—	91	118	5	423	0
Cupules	—	—	84	122	96	685	297

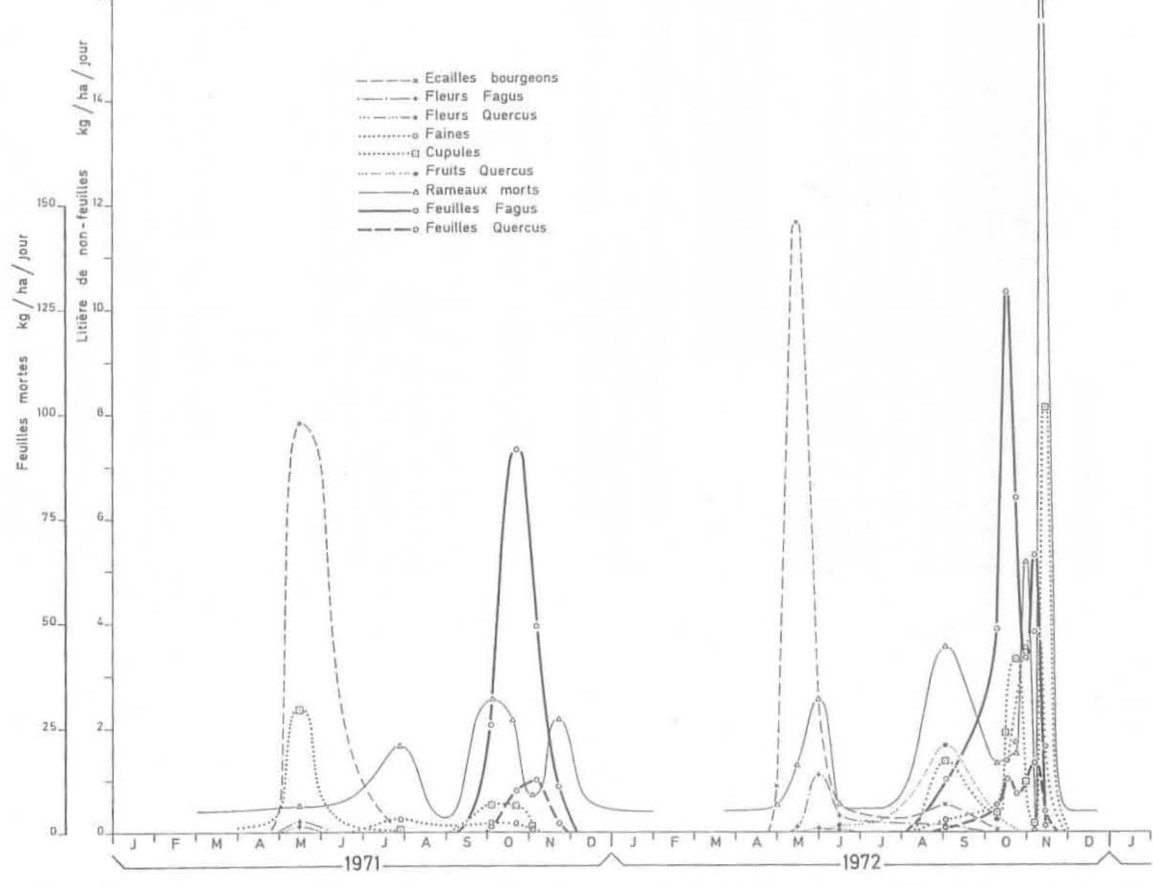


FIG. 12. — Fagetum nu à Mirwart. Succession des chutes des divers constituants de la litière au cours de 2 années successives. Variation des montants journalier et annuel à l'hectare.

La quantité d'écailles de bourgeons produite annuellement est en moyenne de 286 kg/ha/an.

La productivité des feuilles, assimilée à la chute de litière de feuilles mortes, forte en 1969 et 1972 et faible en 1974, se monte en moyenne à 2.918 kg MS/ha/an.

La production de fruits (faines, glands) atteint une moyenne de 127 kg/ha; la valeur pour les cupules est de 257 kg/ha/an. En 1974, ces deux valeurs ont pu atteindre respectivement 423 kg et 685 kg/ha.

3.3. Les strates au sol

3.3.1. Strate sous-arbustive

Sur toute la surface du sol forestier sont disséminés de jeunes *Fagus*, la plupart de 0,5 à 1,5 m de haut, de 12 ans de moyenne d'âge.

Mais surtout, en quelques endroits, des zones d'intenses régénérations, naturelle ou artificielle, plus ou moins étendues, et où la densité des jeunes *Fagus* atteint 500 individus/a, se sont développées; elles rassemblent en tout 7.300 individus/ha.

D'après les surfaces occupées par les zones de régénération, les densités des populations, l'étude détaillée de 13 individus (tableau 9), et le tracé d'abaques, on peut estimer la biomasse aérienne ligneuse développée par ces petits hêtres à 638 kg/ha.

Une démarche comparable permet d'estimer la biomasse foliaire de cette strate sous-arbustive à 161 kg/ha.

La productivité annuelle aérienne ligneuse de ces petits hêtres de régénération a été estimée à 124 kg/ha/an. Outre cette strate sous-arbustive atteignant une douzaine d'années en 1975, on a dénombré 57 plantules/m^2 de hêtres âgées de 1 an, auxquelles correspondaient une biomasse aérienne ligneuse de 49 kg/ha et une biomasse foliaire de 38 kg/ha.

La biomasse radiculaire de cette strate sous-arbustive atteint 309 kg/ha, dont 26 kg pour les plantules de l'année, la productivité annuelle correspondante fut estimée à 83 kg/ha/an.

3.3.2. Strate herbacée

Les plantes herbacées recensées (*Deschampsia caespitosa, Festuca altissima, Carex pilulifera* et *C. remota, Luzula luzuloïdes, Rubus sp.*) ne présentent pas un développement important, ce qui confère un aspect très dispersé à cette strate au sol.

Le fauchage d'une parcelle de 4 ares, en août 1975, donne une biomasse de 6,18 kg/ha d'organes verts; il faut y ajouter 4,6 kg/ha d'organes aériens morts.

La productivité annuelle des plantes herbacées est estimée à 10,8 kg/ha pour les organes aériens.

La biomasse souterraine des plantes herbacées atteint 4,24 kg/ha. En supposant un renouvellement bisannuel des racines, la productivité annuelle peut être estimée à 2,12 kg/ha/an.

3.3.3. Strate muscinale

Une strate muscinale essentiellement composée de Polytrics (*Polytrichum formosum*) développe une biomasse aérienne de 62 kg/ha.

La productivité annuelle aérienne atteindrait, d'après l'examen des jeunes pousses vertes, 46 kg/ha/an.

La biomasse souterraine des mousses est d'environ 75 kg/ha. La productivité annuelle de rhizoïdes atteindrait 55 kg/ha/an.

3.4. Synthèse. Biomasse et productivité primaire nette d'une hêtraie nue ardennaise (Fagetum nudum) d'âge moyen de 140 ans

1. Comme pour la hêtraie herbeuse, nous avons tâché de dégager les traits saillants, en matière de productivité primaire, de la Hêtraie nue de Mirwart.

2. Biomasses et productivités primaires sont réunies au tableau 14 et aux fig. 13 et 14.

La **biomasse ligneuse** des arbres, pour un âge moyen de 140 ans, comporte:

213 t de troncs/ha, dont 170 t pour *Fagus* et 43 t pour *Quercus*
122 t de houppiers/ha, dont 108 t pour *Fagus* et 14 t pour *Quercus*
68 t de racines/ha

Soit un total de 403 t de matière sèche par ha, auquel il faut ajouter 1 t de *Carpinus*.

L'**accroissement ligneux** des arbres et arbustes peut être estimé à:

troncs	2.633 kg/ha/an (productivité relative: 1,21 %)
houppiers	4.006 kg/ha/an (productivité relative: 3,23 %)
racines	1.820 kg/ha/an (productivité relative: 2,67 %)
	8.459 kg/ha/an.

La productivité annuelle de **feuilles** est de 3.117 kg/ha, dont 2.702 kg de feuilles de *Fagus* (de tous âges) et 415 kg de feuilles de *Quercus*, pour un index foliaire moyen de 6,5 kg/ha. Elle varie fortement d'une année à l'autre.

TABLEAU 14

Fagetum nu à Mirwart. Biomasses et productivités annuelles.

	Biomasse kg/ha	Productivité annuelle kg/ha/an
Aérien		
Strate arborescente		
houppier	122.400	4.012
tronc	213.600	2.637
total	336.000	6.649
Feuilles	2.918	2.918
Écailles	286	286
Cupules	257	257
Faines	127	127
Mortalité annuelle du bois		50
Strate au sol		
Strate sous-arbustive		
Bois	687	173
Feuilles	199	199
Strate herbacée	6	11
Strate muscinale	62	46
TOTAL AÉRIEN	340.542	10.716
Souterrain		
Strate arborescente	68.000	1.820
Strate au sol		
Strate sous-arbustive	309	83
Strate herbacée	4	2
Strate muscinale	75	55
TOTAL SOUTERRAIN	68.388	1.960
TOTAL AÉRIEN + SOUTERRAIN	408.930	12.676
Bois mort sur pied	2.000	
Chute annuelle de bois mort	1.240	
Matière organique du sol	162.000	

La productivité de **fruits** (faines) atteint en moyenne 127 kg/ha; elle peut-être inobservable (1975), car la consommation des frugivores est immédiate, ou atteindre 423 kg/ha lors d'une année exceptionnelle (1974).

La productivité des **cupules** ne suit pas celle des fruits. Sa valeur moyenne est de 257 kg/ha/an et peut s'élever à 685 kg lors d'une année favorable.

Le **bois mort** est peu abondant, on peut estimer à 50 kg/ha/an la quantité de rameaux de l'année morts la même année.

La productivité des **racines** de tout calibre atteint, en tenant compte du chevelu de fines racines 1,82 t/ha/an.

La productivité herbeuse aérienne de la **strate au sol** est négligeable: 11 kg/ha/an pour les plantes supérieures, 46 kg/ha/an pour les Polytrics; la productivité souterraine des strates au sol atteint 57 kg/ha/an, principalement sous forme de rhizoïdes de Polytrics.

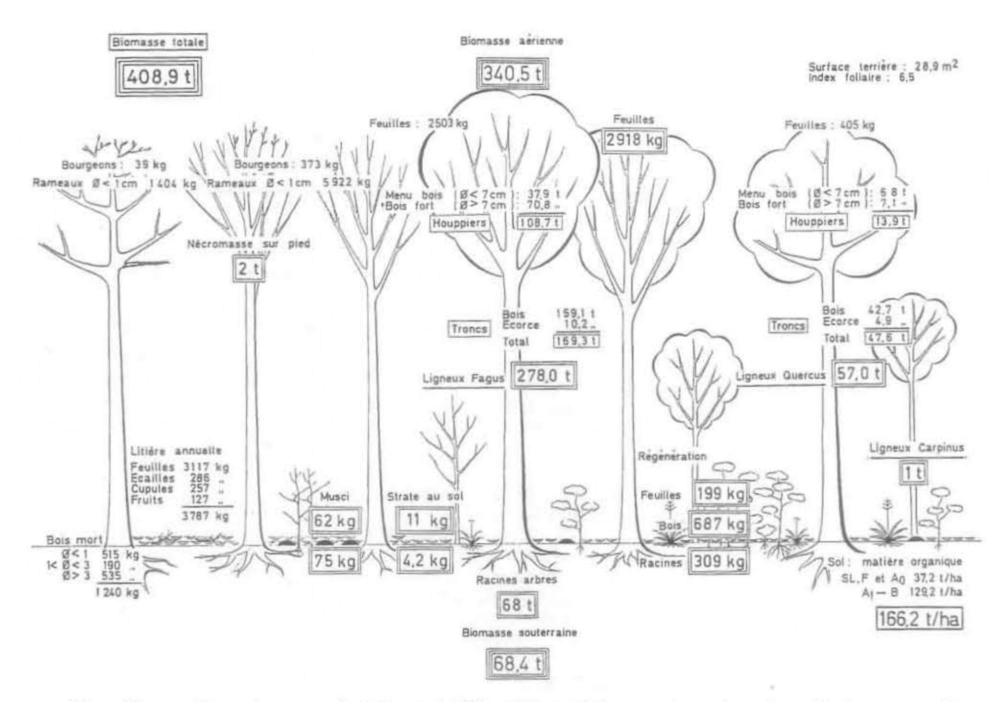


FIG. 13. — Fagetum nu à Mirwart. Biomasses aérienne et souterraine ainsi que matière organique à l'hectare, des divers compartiments de la phytocénose.

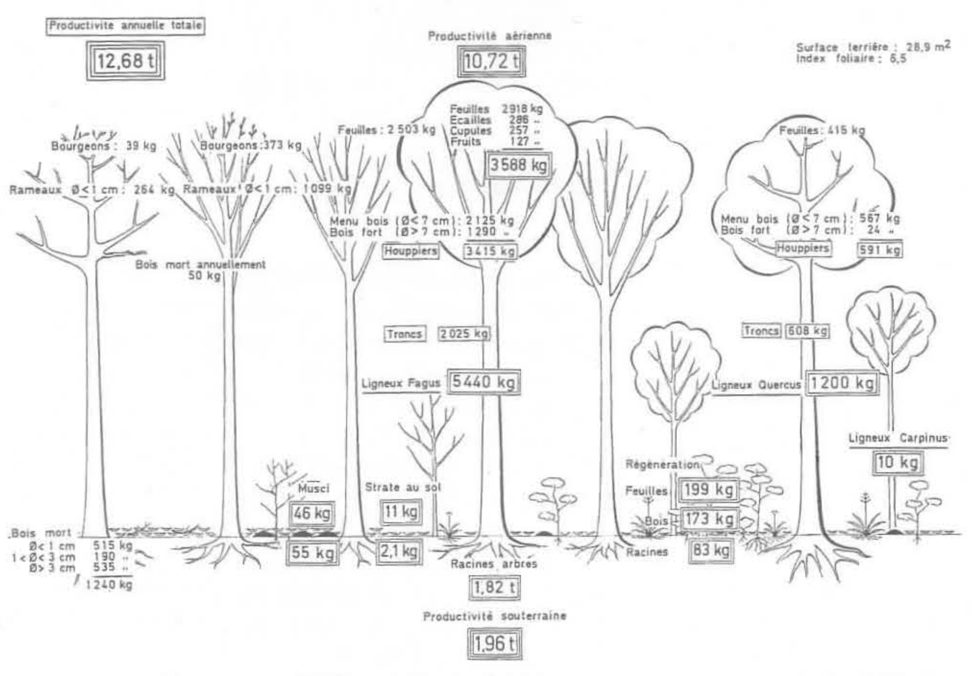


FIG. 14. — Fagetum nu à Mirwart. Productivités annuelles aérienne et souterraine à l'hectare des divers compartiments de la phytocénose.

Ainsi, la productivité primaire nette du Fagetum nudum est de (en t/ha):

Arbres et sous-arbustes		
troncs et branches	6,65 + 0,17 =	6,82
feuilles	2,92 + 0,20 =	3,12
écailles		0,29
fruits		0,13
cupules		0,26
racines	1,32 + 0,08 =	1,40
chevelu des racines		0,50
Herbes et mousses		
aérien		0,06
souterrain		0,06
Bois mort		0,05
Total		12,69 t/ha/an

A cela, il faut encore ajouter les parties consommées et un certain pluviolessivage [1].

On a estimé à 2 t/ha la nécromasse. D'autre part, la chute annuelle de bois mort s'élève à 1.290 kg/ha. En gros, chaque année, le tiers de la nécromasse tombe au sol.

On a vu qu'il y a diverses manières d'estimer la productivité biologique des forêts.

L'incrément T, dans le sens de l'augmentation de nouveaux tissus ligneux vivaces, est de:

$$T = 6,82 + 1,40 + 0,06 + 0,02 = 8,30 \text{ t/ha/an.}$$

L'incrément vrai (au sens des Soviétiques), différence entre ce qui naît et ce qui meurt, correspond à peu près à l'augmentation de biomasse ΔB:

	+	–	
	6,82	–	
	3,12	3,12	
	0,29	0,29	
	0,13	0,07	
	0,26	0,26	
	1,40	–	
	0,50	0,50	
	0,05	0,05	(bois mort de l'année)
	0,06	0,05	
	0,06	0,05	
$PN_1 =$	12,69	4,39	= mortalité nouvelle = M_N
		1,24	= vieux bois mort = M_A
		5,63	= mortalité totale = M_T

$$\Delta B = 12,69 - 5,63 = 7,06 \text{ t/ha/an.}$$

[1] Le pluviolessivage atteindrait 120 kg/ha (LEDEL, ce volume).

Ainsi, nous avons dégagé, pour la Hêtraie nue de 140 ans, trois données de productivité, dont les deux premières correspondent à un flux annuel, et la troisième à un bilan:

PN_1, productivité primaire nette = 12,69 t/ha/an

T, incrément = 8,30 t/ha/an

ΔB, augmentation de biomasse = 7,06 t/ha/an (12,69 − 5,63).

En utilisant les valeurs utilisées au paragraphe (Hêtraie herbeuse), on a encore:

$$RA = PB - PN_1 = 17 - 12{,}7 = 4{,}3 \text{ t/ha/an}$$

$$PNE = PB - (RA + RH) = 17 - (4{,}3 + 4{,}4) = 8{,}3.$$

On retrouve l'incrément T ($PNE = T = PN_1 - M_N$), ce qui est logique puisqu'on a supposé que le niveau des décomposeurs est en équilibre et que $\Delta H = 0$, ce qui n'est qu'approximativement vrai et devrait être approfondi.

L'humus (37 t/ha), plus la matière organique disséminée dans les horizons minéraux du sol A_1, A_2 et (B) (129 t/ha) forment une matière organique morte de 166 t/ha.

Si environ 67 % de la litière est décomposée, il semble que néanmoins, à cause sans doute des traitements culturaux, ΔH soit légèrement négatif (−6,5 % du total).

Bibliographie

DENAEYER-DE SMET, S., DUVIGNEAUD, P. 1972. Comparaison du cycle des polyéléments biogènes dans une Hêtraie (*Fagetum*) et une Pessière (*Piceetum*) établies sur même roche-mère, à Mirwart (Ardenne luxembourgeoise). Comité National belge du Programme Biologique International. Sections PT & PF. Projet Mirwart (Province de Luxembourg) Contribution n° 3. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **105**, 197-205.

DENAEYER-DE SMET, S. 1974. Cycle biologique annuel et distribution du plomb dans une Pessière (*Piceetum*) et une Hêtraie (*Fagetum*) établies sur même roche-mère. Comité National belge du Programme Biologique International. Sections PT & PF. Projet Mirwart (Province de Luxembourg). Contribution n° 6. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **107**, 115-125.

DUVIGNEAUD, P. 1968. Recherches sur l'écosystème forêt. La Chênaie-Frênaie à Coudrier du Bois de Wève. Aperçu sur la biomasse, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **101**, 111-127.

DUVIGNEAUD, P. 1970. Biological cycling of Minerals in temperate deciduous forests. Analysis of Temperate forest ecosystems. Studies in Ecology 1 (D.E. Reichle ed.) Springer Verlag, Heidelberg and New York, 199-225.

DUVIGNEAUD, P. 1971. Concepts sur la productivité des écosystèmes forestiers. Productivité des écosystèmes forestiers dans le monde. *Actes du colloque de Bruxelles,* 1969. Paris, UNESCO, 111-137.

DUVIGNEAUD, P., DENAEYER-DE SMET, S., AMBROES et P. TIMPERMAN, J. 1969. La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Aperçu préliminaire sur les biomasses, la productivité et le cycle des éléments biogènes. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.,* **103**, 317-323.

DUVIGNEAUD, P., DENAEYER-DE SMET, S., AMBROES, P. et TIMPERMAN, J. 1971. Recherches sur l'écosystème forêt. Biomasse, productivité et cycle des polyéléments biogènes dans l'écosystème « Chênaie caducifoliée ». Essai de Phytogéochimie forestière. *Inst. roy. Sci. nat. Belg., Mém.,* **164**, 101 p.

DUVIGNEAUD, P. 1974. *La synthèse écologique,* Doin Paris. 296 p.

ERTELD, W. und HENGST, E. 1966. *Waldertragslehre. Radebeul,* Neumann, 332 p.

GRUNDNER und SCHWAPPACH, 1952. Massentafel zur Bestimmung des Holzgebattes stehender Waldbäume und Waldbestände. Berlin und Hamburg, P. Parey, 216 p.

HELLER, H. 1971. Estimation of Biomass of Forest. *In: Integrated Experimental Ecology. Methods and Results of Ecosystem Research in the German Solling Project.* Ed. by. H. ELLENGERG. Berlin. Heidelberg, Springer Verlag, Ecological Studies, **2**, 1-15.

KESTEMONT, P. 1973. Production primaire de la strate arborée d'une Hêtraie à Fétuques. Comité National belge du Programme Biologique International. Sections PT & PF. Projet Mirwart (Province de Luxembourg). Contribution n° 9. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.,* **106**, 305-314.

KESTEMONT, P. 1974. Productivité annuelle ligneuse au cours d'une période de 10 ans. Comité National belge du Programme Biologique International. Sections PT & PF. Projet Mirwart (Province de Luxembourg). Contribution n° 10. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.,* **107**, 223-232.

LEDEL, P. 1975. Fluctuations périodiques de l'activité cellulolytique de la litière d'une Hêtraie (*Fagetum*) et d'une Pessière (*Piceetum*) à Mirwart (Ardenne Luxembourgeoise). Comité National belge du Programme Biologique International. Sections PT & PF. Projet Mirwart (Province de Luxembourg). Contribution n° 18. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.,* **108**, 233-241.

LIETH, H. 1962. *Die Stoffproduktion der Pflanzendecke* (Vorträge und Diskussionsergebnisse des Internationalen ökologischen Symposiums in Stuttgart-Hohenheim vom 4-7 Mai 1960). Stuttgart, Fischer, 156 p.

LIETH, H. 1968. The determination of plant dry matter production with special emphasis on the underground parts. (French summ.) In *Functioning of Terrestrial Ecosystems at the Primary Production Level. Proc. Copenhagen Symp.* **1965**. F.E. Eckardt, ed. *Natural Resources Res.,* Vol. 5, 179-186. Paris, UNESCO.

MÖLLER, C.M., MÜLLER, D., NIELSEN, J. 1954. The dry matter production of European beech: loss of branches in European beech. *Det Forstl. Forsgsvoesen i Denm.* n° 21, 253-271.

ORLOV, A.Y. 1955. (Le rôle des poils absorbants des plantes ligneuses dans l'enrichissement des sols par des substances organiques). *Pochvovedenie,* n° 6, 14-20.

RODIN, L.E., BAZILEVICH, N.I. 1967. *Production and mineral cycling in terrestrial vegetation.* Edinburgh and London, Oliver & Boyd, 288 p.

SCHULZE & KOCH, 1971. Measurement of primary production with cuvettes. *In: Productivity of forests ecosystems.* Proc. Brussels Symp. 1969. Paris, UNESCO, 141-157.
VANSEVEREN, J.P. 1975. Étude comparative du microclimat dans une Hêtraie, une Pessière et une Prairie. Comité National belge du Programme Biologique International. Sections PT & PF. Projet Mirwart (Province de Luxembourg). Contribution n° 21. *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.*, **108**, 243-259.

Travail réalisé avec l'aide du FRFC et du FNRS.

*Laboratoire de Botanique Systématique
et d'Écologie
Université Libre de Bruxelles,
Avenue Paul Héger, 28
1050 Bruxelles, Belgique*